

# ACTA BOTANICA

## ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS

B. GYÖRFFY, S. JÁVORKA, J. MÁTHÉ, G. UBRIZSY B. ZÓLYOMI,

REDIGIT

R. SOÓ

TOMUS II

FASCICULI 1—2



MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA  
BUDAPEST 1955

# ACTA BOTANICA

## A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA BOTANIKAI KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTŐSÉG ÉS KIADÓHIVATAL: BUDAPEST, V., ALKOTMÁNY UTCA 21

Az Acta Botanica orosz, francia, angol és német nyelven közöl értekezéseket a botanika tárgyköréből.

Az Acta Botanica változó terjedelmű füzetekben jelenik meg. Több füzet alkot egy kötetet.

A közlésre szánt kéziratok géppel írva, a következő címre küldendőek:

*Acta Botanica, Budapest 62, Postafiók 440*

Ugyanerre a címre küldendő minden szerkesztőségi és kiadóhivatali levelezés.

Az Acta Botanica előfizetési ára kötetenként belföldre 80, külföldre 110 Ft. Megrendelhető a belföld számára az Akadémiai Kiadónál (Budapest, V., Alkotmány utca 21. Bankszámla 04-878-111-46), a külföld számára pedig a »Kultúra« Könyv és Hírlap Külkereskedelmi Vállalatnál (Budapest, VI., Sztálin út 21. Bankszámla: 43-790-057-181) vagy külföldi képviselőinél és bizományosainál.

---

»Acta Botanica« публикует трактаты из области ботаники на русском, французском, английском и немецком языках.

»Acta Botanica« выходит отдельными выпусками разного объема. Несколько выпусков составляют один том.

Предназначенные для публикации авторские рукописи (в напечатанном на машинке виде) следует направлять по адресу:

*Acta Botanica,  
Budapest, 62, Postafiók 440*

По этому же адресу направлять всякую корреспонденцию для редакции и администрации.

Подписная цена »Acta Botanica« — 110 форинтов за том. Заказы принимает предприятие по внешней торговле книг и газет »Kultúra« (Budapest, VI., Sztálin út 21. Текущий счет № 43-790-057-181) или его заграничные представительства и уполномоченные.

# ACTA BOTANICA

## ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS

B. GYÖRFFY, S. JÁVORKA, J. MÁTHÉ, G. UBRIZSY, B. ZÓLYOMI

REDIGIT

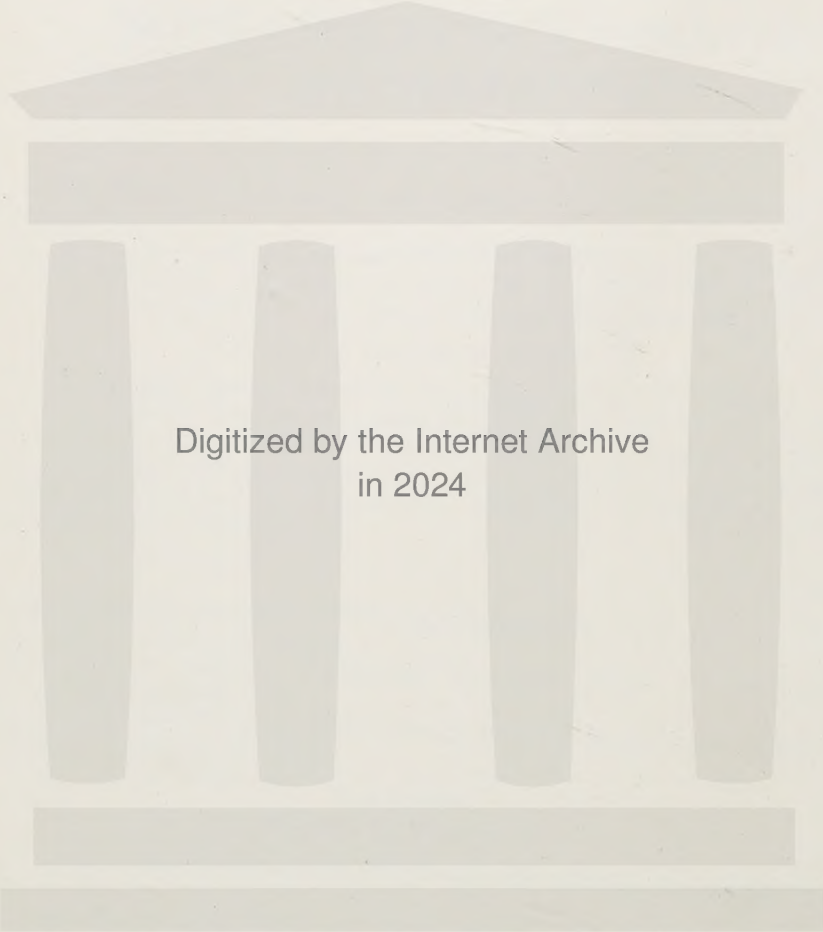
R. SOÓ

TOMUS II



MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA

BUDAPEST, 1956



Digitized by the Internet Archive  
in 2024



# INDEX

<i>Andreánszky, G.</i> : Les étapes et les conditions biologiques de l'évolution de la flore tertiaire en Hongrie — <i>Г. Андреански</i> : Этапы и биологические факторы развития третичной флоры в Венгрии .....	221
<i>Borhidi, A.</i> : Die Steppen und Wiesen im Sandgebiet der Kleinen Ungarischen Tiefebene — <i>А. Борхиди</i> : Степные и луговые растительные ассоциации на песчаных территориях Малой Венгерской низменности .....	241
<i>Claus, G.</i> : Algae and their Mode of Life in the Baradla Cave at Aggtelek — <i>Г. Клаус</i> : О флоре водорослей пещеры Барадла в Аггтелеке .....	1
<i>Görgényi-Mészáros, J.</i> : Die Gewebeentwicklung und Wurzelbildung des plagiotropen Sprosses von <i>Cotinus Coggyria</i> Scop. — <i>И. Гергенъ-Месарош</i> : Гистогенез плагиотропных побегов скумпия ( <i>Cotinus Coggyria</i> Scop.) и способ их укоренения .....	27
<i>Györfly, B.-Rédei, Gy.-Mme Rédei, Gy.</i> : La substance de croissance du maïs laitex — <i>Б. Дьерффи-Г. Редю-Г. Редю</i> : Фактор роста млечной кукурузы .....	57
<i>Hortobágyi, T.</i> : Zwei Bodenblüten auf der Grossen Ungarischen Tiefebene — <i>Т. Хортобады</i> : Два случая цветения почвы на Большой Венгерской низменности .....	77
<i>Hortobágyi, T.</i> : The Autumnal Mass Death of Fish in the Pond of Fehértó near Szeged and the Phytocenosis of the Pond — <i>Т. Хортобады</i> : Осенний замор рыбы в рыбоводном пруде № X озера Фехер около г. Сегед и фитоценоз пруда .....	83
<i>Jakucs, P.</i> : Geobotanische Untersuchungen und die Karstaufforstung in Nordungarn — <i>П. Якуч</i> : Фитоценологические исследования и облесение карста в северной Венгрии .....	89
<i>Kárpáti, I.-Mme V. Kárpáti</i> : Natürliches Vorkommen von <i>Fraxinus oxycarpa</i> in Ungarn .....	275
<i>Kárpáti, Z.</i> : Die Florengrenzen in der Umgebung von Sopron und der Florendistrikt Laitaicum — <i>З. Карпати</i> : Флористические границы окрестности г. Шопрон и флористическая область Лайтакум .....	281
<i>Kol, E.</i> : Comparative Algological and Hydrobiological Studies in Rice Fields in Hungary — <i>Э. Кол</i> : Альгологические и гидробиологические сравнительные исследования на рисовых плантациях в Венгрии .....	309
<i>Kovács, M.</i> : Die zönologischen und ökologischen Verhältnisse von <i>Cladietum marisci</i> in der Gegend des Balaton-Sees — <i>М. Ковач</i> : Ценологические и экологические условия <i>Cladietum marisci</i> в окрестности озера Балатон .....	133
<i>Potapow, N. G.-Cseh, E.</i> : Die Gesetzmässigkeiten der Blutung und der Stickstoffumwandlung in der Wurzel — <i>Н. Г. Потанов-Э. Чех</i> : Закономерности выделения сока корнями и преобразование азота .....	147
<i>Potapow, N. G.-Dévay, M.</i> : Physiologische Unterschiede zwischen den Wurzeln von Leguminosen und Nichtleguminosen — <i>Н. Г. Потанов-М. Девай</i> : Физиологические разницы между корнями бобовых и небобовых растений .....	159

<i>Potapow, N. G.—Maróti, M.</i> : Vergleichende Untersuchung der Meristeme von Wurzel- und Sprossspitze an Bohnenkeimlingen — <i>Н. Г. Потанов—М. Мароти</i> : Сравнительное исследование меристем конуса нарастания и корней на зародыше фасоли .....	365
<i>Potapow, N. G.—Maróti, M.</i> : Die Synthese der Nukleinphosphorsäure in der Wurzel und im Spross von Bohnenkeimlingen — <i>Н. Г. Потанов—М. Мароти</i> : Синтез нуклеинфосфорной кислоты в корнях и побегах проростка фасоли .....	377
<i>Potapow, N. G.—Molnár—Keresztes, I.</i> : Phosphorformen im Blutungssaft der Kulturpflanzen — <i>Н. Г. Потанов—Л. Мольнар</i> : Фосфорные формы в выделенном соке культурных растений .....	171
<i>Rédei, G.—Mrs. Rédei, G.</i> : Rearing Wheat Ovaries in vitro — <i>Г. Редеи и Г. Редеи</i> : Разведение in vitro хлебных маточников .....	183
<i>Soó, R.</i> : Festuca Studien — <i>Р. Шоо</i> : Исследования Festuca .....	187
<i>Ubrizsy, G.</i> : Neuere Untersuchungen über die Zönologie bodenbewohnender Grosspilze der Waldtypen — <i>Г. Убружси</i> : Новые исследования условий симбиоза почвенных макроскопических грибов в различных типах лесов .....	391

# ALGAE AND THEIR MODE OF LIFE IN THE BARADLA CAVE AT AGGTELEK

By  
G. CLAUS

*Institute of Botanical Taxonomy, Loránd Eötvös University, Budapest*

(Received 9. IV. 1955)

The flora of caves has been studied ever since the middle of the 18th century. Fungi of various caves were described by SCOPOLI as early as in 1772, by HUMBOLDT in 1793, and by HOFFMANN in 1811. One of POKORNÝ'S works (1853) also deals with the flora of caves and, later, the plant life in more than a hundred caves in France was studied by MAHEU. Between 1910 and 1916, LÄMMERMAYER undertook similar investigations in the caves of the Eastern Alps, while ZMUDA examined the cave-flora in the Tatra mountains and the Galician Plateau in Poland. Studies of this kind were made by Gams in the South of Switzerland, as also in the North of Bavaria.\* At the present time, many similar investigations are being carried on and in Hungary. A. BOROS is occupied with the search for cave plants and the examination of their ecology.

Prof. E. DUDICH was the first to make biological studies in the Baradla cave. We find the following passage in his work giving a comprehensive account of his investigations of many years: (p- 66); «Es muss betont werden, dass ich weder gelegentlich meiner früheren Excursionen, noch zu meiner letzten Forschungszeit höhere Pflanzen, also etwa Moospflanzen, Farnpflanzen in der Höhle gefunden habe. Sogar in den Eingängen nicht, geschweige denn in der ewigen Finsterniss der eigentlichen Höhle... Auch Algen sah ich in den Eingängen nicht, obwohl ich sie, mindestens im Eingang I, erwartet hätte. Ich muss aber jedoch bemerken, dass Herr Prof. ALEXANDER MÁGÓCSY-DIETZ, Professor i. R. der Botanik an der Universität zu Budapest, mir nach dem Abschlusse meiner Untersuchungen erwähnt hat, dass er einst Algen in der Region des Einganges I beobachtet hatte, und zwar in den an Höhlendecke hängenden Sickerwassertropfen. An diesem Punkt muss also die Arbeit eines Algologen einsetzen und die Sachlage aufklären.»

It was this remark of Prof. DUDICH that induced us to start algological studies in this cave.

\* See MORTON p. 1-6.



### Geographical conditions

The stalactite cave of Baradla lies in North Hungary, in the counties Gömör and Abaúj-Torna, the area being known as the Torna-Karst. Karst is a limestone formation; the limestone beds found in the area under review belong to the alpine facies of the Upper Trias. It is a gently rolling country where only the «Poronya Roof» exceeds the height of 500 m., the cave lying everywhere else beneath hills of lower elevations.

The known sections of the cave are about 22 km. long; as regards length and dimensions in general, it is the largest stalactite cave in Europe. Origin-



nally, there was but a single opening to the surface. The cave was a so-called «sac cave», to which several artificial entrances were made subsequently. The one natural opening at Aggtelek lies 332 m. above sea level, at the foot of a 25 m. high cliff facing south. It is  $180 \times 100$  cm.

Two underground streams, «Styx» and «Acheron», flow through the cave, the former emptying into the latter. The natural outlet of the Acheron was unknown for a long time but recent speleological explorations have shown it to flow through a lately unearthed lower cave, where its water becomes clear and then spouts to the surface as the spring at Jósvald. The pH value of these spelean waters varies between 7 and 7.4. Their conductance extremes are from 3,861 to  $5,320 \times 10^{-4}$  mho. Their temperature agrees with that of the cave, the annual mean of which is  $10^{\circ}\text{C}$ , with extremes of  $4,5^{\circ}\text{C}$  and  $11,5^{\circ}\text{C}$ , respectively. (Meteorological Niche.)

The relative humidity of the air is from 84 to 100% throughout the cave (cf. DUDICH, p. 130, tab. 6). With the exception of the immediate vicinity of the entrances the cave is completely dark.



According to JAKUCS (p. 16) «The steep cliff at Aggtelek is the fault plane of the dislocation of a 50 m. high vertical crust of the earth. Recent observations made in the cave have shown that the dislocation occurred not prior to but after the formation of this cave system. Once the entire known part of the cave must have been at a lower level, and the main branch between Jósvalfő and Aggtelek probably continued to the west and possibly had twice the length of the sections known to us. The cave end as it seems today at the entrances at Aggtelek must have been but the middle portion of what was then the main branch, which was cut off in the fault plane at the time of the great upheaval that produced the hanging wall rock, and was displaced upwards to a distance of 50 m., thus severing the present end of the cave from its continuation now hidden the earth. The Aggtelek entrances of the Baradla cave are therefore not the products of water erosion (although water may have streamed through them into the cave in the Ice Age); they are of tectonic origin, and give direct access to the well developed halls and corridors of the chopped-off former middle section.»

### Methods

The respective Institutes for Botanical and Zoological Taxonomy of the Loránd Eötvös University made a field trip on July 11, 1953, to the Baradla cave under the guidance of Prof. E. DUDICH. Algological investigations were supervised by Miss P. PALIK. The investigations covered about 500 m. from Entrance I. Except in the immediate vicinity of the entrance, no algae were found. Test material was nevertheless collected by taking scrapings from the cave walls at different heights, and also by scraping, chipping or breaking off small bits of dripstone from the roof. Additional material was taken from the cave streams by means of plankton nets specially made for the purpose, and also from the «Aquariums» and by drawing too. No test material was collected from the floor of the cave as it is constantly contaminated by the boots of visitors. The collected material was placed in sterile glass boxes labelling the places of collection thereon.

A second trip to the cave was made on June 22, 1954; its object was partly to collect fresh material, partly to bring back to and leave in the cave the cultures grown in light in the Institute of Botanical Taxonomy from the originally collected material; it was intended to ascertain after 6 and 12 months, respectively, the changes undergone by the algae in the utter darkness. The glass boxes with the cultures were put down at a distance of from 500 to 600 m. from Entrance I in the following places: 1st box: half way down Nádor street, left side, at the broadening of the way, in a recess of the wall, at a height of 2 m. 2nd box: further along Nádor street, on the left side, about 15 m. after the projection, at the posterior side of a big stalactite, at a height of 2.5 to 3 m. 3rd box: on the left side of Nádor street, at the second projection, in a wall recess after the Terrace, at a height of 2 m.

The following is a list of the places of collection, Arabic numerals indicating the first, and Roman numerals the second trip. (See also figure.)

#### First trip (July 11, 1953)

1. Immediate vicinity of entrance.
2. Porch. Meteorological niche (45 m.). Charnel house.
3. Right side of the street between Bridge 1 and King's Well.
4. Left side of the street between Bridge 1 and King's Well.
5. Ramp of Cathedral (208 m.). Cathedral.
6. Neighbourhood of entrance to Bat Cave.
7. Neighbourhood of Bridge 3 (312 m.).
8. Water of Acheron (330 m.). Interior of Aquariums.
9. Walls of surrounding Aquariums, up to a height of about 160 cm.
10. Nádor street (400 to 500 m.).

## Second trip (June 22, 1954)

- I. 10 m. from entrance.
- II. Porch. Meteorological niche (45 m.).
- III. Charnel house + roof above street.
- IV. Right side of street from Bridge 1 to King's Well.
- V. King's Well.
- VI. Right side of street from King's Well to Cathedral (209 m.).
- VII. Left side of street from King's Well to Cathedral (209 m.).
- VIII. Neighbourhood of entrance to Bat Cave.
- IX. Neighbourhood of Bridge 3 (312 m.).
- X. Entrance side of Acheron. Exterior walls of Concert Hall.
- XI. Interior of Aquariums.
- XII. Walls surrounding Aquariums up to a height of 160 cm.
- XIII. Nádor street (400 to 500 m.).
- XIV. Further down Nádor street, after the second projection (600 m.).

Figures in brackets indicate distances from Entrance I.

While collecting our material we found a number of mycelia and even thalluses of fungi. A yellow coloured colony of *Monilia aurea* Gmel. was most conspicuous. Many other bacteria and fungi are mentioned in Prof. DUDICH's work (p. 67).

Back in the Institute, the glass boxes were filled with KNOP's culture medium and left to stand on the inner sills of windows facing north. After 3 to 4 weeks the contents of the boxes began to colour, a greenish-bluish and brownish coating appeared on the bottom and the sides of the vessels, as also on the surface of the wall scrapings and the chipped-off pieces of dripstone. Soon there appeared the *Helminthosporium* sp., and was followed first by a foliaceous moss (classified by A. BOROS under the genus *Bryum*), and then by the liverwort.

The coating on the wall scrapings was strikingly found to consist of a single algal species. Most probably, a single cell had found its way to and multiplied in that particular piece of wall.

The material collected on the two trips has been determined to consist of 69 species, varieties and forms of algae distributed as follows:

*Cyanophyta* group: 44 species, varieties and forms. *Euglenophyta* group: 1 species. *Chrysophyta* group: 12 species and varieties, of which *Xanthophyceae*: 1 species, *Chrysophyceae*: 1 species, *Bacillariophyceae*: 10 species and varieties. *Chlorophyta* group: 12 species, all belonging to the *Chlorophyceae*. Three species, one variety and one form of those enumerated are new, and many of them are new to Hungary.

In the taxonomic part that follows the occurrences of the respective species are shown in brackets; these data were taken from the algologic keys and manuals in use, and merely serve to give a general idea of the habitat of the individual species. In respect of each species listed it is specially mentioned whether the cultures grown from the first or from the second collection yielded more of it. This is admittedly of no great significance since it is quite possible that KNOP's nutrient medium, or the light conditions, or the temperature of the rooms, while favouring the growth and propagation of some of the species in our cultures represented conditions detrimental to the development of others. The cultures furnish a clue to the species only that lived at the different points of collection in the cave but allow of no conclusions as to the masses in which they occurred at them.

## Taxonomy

### CYANOPHYTA Chroococcaceae

1. *Microcystis parasitica* Kütz. (In stagnant waters, frequently attached to water plants or algae.) Very few in collection 4. A few in collections II, IV, and XI.
2. *Gloeocapsa mellea* Kütz. (On humid soil and humid walls.) Very few in collection 10. A few in collection IX.
3. *Gloeocapsa granosa* (Berk.) Kütz. (In bogs and hothouses.) Very few in collection 4. More in collection I.
4. *Gloeocapsa punctata* Näg. (Frequent everywhere on moist rocks.) A few in collection 10.
5. *Gloeothoece vibrio* N. Carter. (On rocks and treetrunks.) Very few in collection 5.
6. *Synechococcus elongatus* Näg. (On humid soils and aged treetrunks.) More in collection 1 and I, less in collection 2.



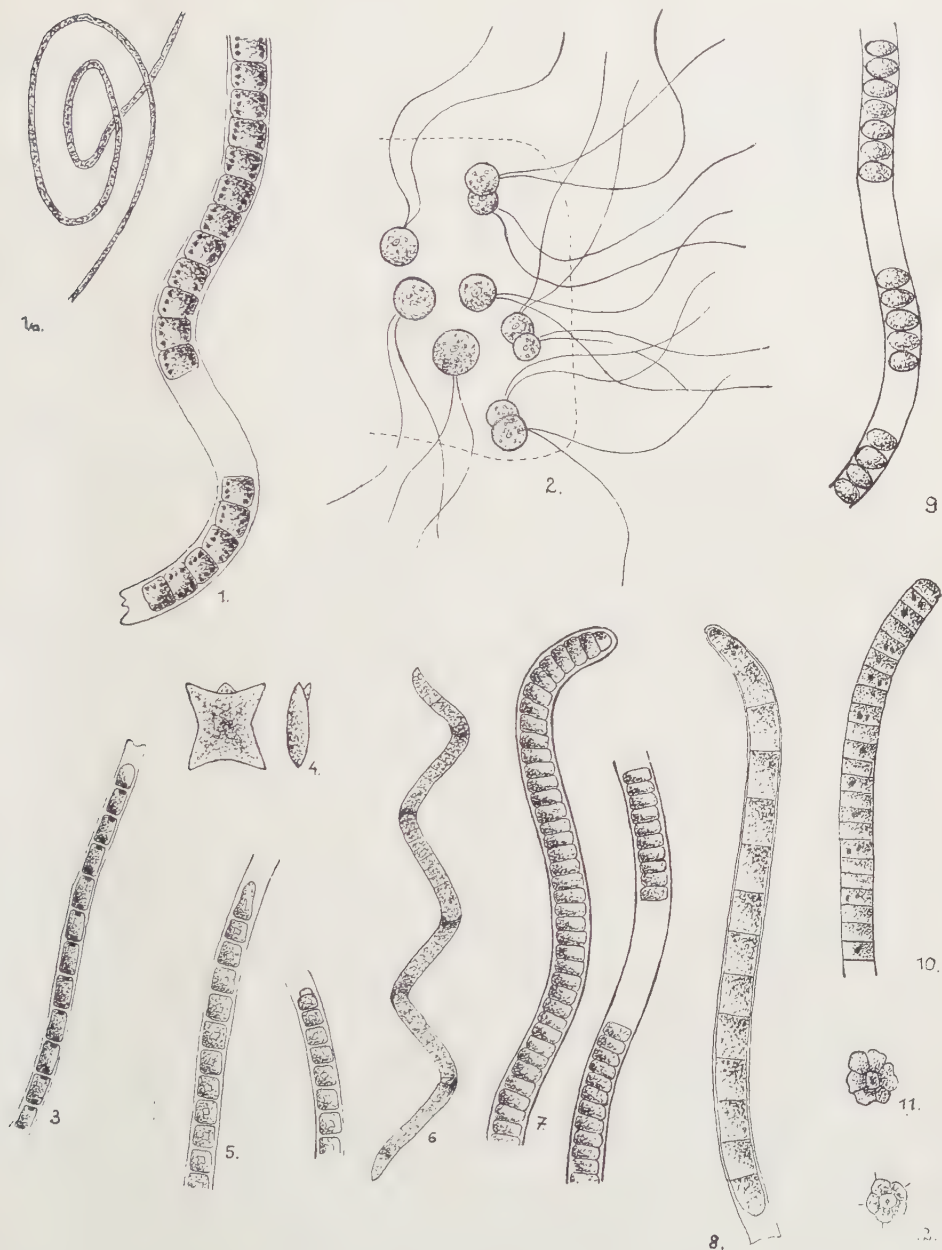


Fig. 1. *Lyngbya palikiana* n. sp. Strong magnification from the right hand side. Fig. 2. *Tetraspora tarnayana* n. sp. Fig. 3. *Phormidium frigidum* Fritsch. Fig. 4. *Tetrapedia reinschiana* Arch. f. *aggtelekienses* n. f. Frontal and lateral view. Fig. 5. *Phormidium dimorphum* Lemn. Fig. 6. *Spirulina laxa* Smith. Fig. 7. *Phormidium pristleyi* Fritsch. Fig. 8. *Oscillatoria dudichiana* n. sp. Fig. 9. *Lyngbya erebi*. Fig. 10. *Oscillatoria pseudoangusta* var. *brevicellulata*. Fig. 11. *Sorastrum simplex* (a form found in the cave). Fig. 12. *Sorastrum simplex* according to Wille's drawing

7. *Tetrapedia reinschiana* Arch. f. *agtelekiensis nova forma*. Cells more or less quadratic, 3,5 to 4  $\mu$  wide, pointed at the apices. One pair of opposite walls concave, the other triangular. Lateral view barrel-shaped. Colour bluish green. They differ from the species by being smaller in size and having a fifth apiculus on the cell surface. (The species occurs in peaty bogs.) A few in collection 10. (Fig. 4)

Cellula plus minusve quadrata, 3,5—4  $\mu$  lata, angulis acuminatis. Duo latera opposita concava, altera duo latera autem forma triangulari excavata. Cellula a latere visa dolioliformis, colore glaucescentiviridis. A typo mensuris minoribus necnon in margine superiore praeter angulos apiculo quinto differt. (Typus in paludibus sphagnetosis invenitur.)

#### Chlorogloeaceae

8. *Chlorogloea microcystoides* Geitl. (Occurring on well-curbs in dripping water, occasionally in stagnant waters.) A fair number in collection 5. More in collection I, less in XIII.

#### Stigonemataceae

9. *Hapalosiphon intricatus* W. et G. S. West. (In stagnant waters attached to water plants or among the moss, sometimes on humid soils. Europe, Africa, and Antilles.) Described by Magdeburg from several Swiss caves as a stalactite-forming species. By dissolving the limestone with 5% HCl, the filaments can be brought to light undamaged from the minute driptones. We found it in minute stalactites all over the examined area.

#### Scytonemataceae

10. *Plectonema puteale* (Kirchn.) Hansg. (On well structures: in rivulets, attached to stones and pieces of wood, or free-floating. Central Europe and Alaska.) A few in collection I.  
 11. *Plectonema schmidlei* Liman. (On humid walls.) A fair quantity in collection 4 and I.  
 12. *Tolypothrix distorta* (Fl. Dan.) Kütz. (In stagnant, seldom in slowly flowing waters.) Very few in collection 2.

#### Nostocaceae

13. *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot. (In stagnant waters, attached to water plants.) Many in collection 10.

#### Oscillatoriaceae

14. *Spirulina laxa* Smith. Filaments 2,0 to 2,8  $\mu$  wide and bluish-green. Spirals 4,5  $\mu$  wide, placed at 15 to 20  $\mu$  intervals from one another. Cells shorter than wide. Colony a dark bluish-green. (Wisconsin, North America. According to the latest Soviet key to Algae (HOLLERBACH: p. 465), it occurs, though rarely, also in the stagnant waters of the Ukraine. Fig. 6). A few in collections 10 and XIII.  
 15. *Pseudanabaena tenuis* Koppe. (On putrescent mud, in humus, further on the banks of the Holstein lakes.) A few in collection I.  
 16. *Oscillatoria dudicsiana nov. sp.* Colony jelly-like and yellowish green. Filaments darkviolet-brown, 7,5 to 11,3  $\mu$  wide, with a well-developed, tight, colourless sheath. They are not articulated at the septa, the apices are thinning out and curved. Cells 6 to 8  $\mu$  long, plasm not granulated. Very many in collection 2. The species is closely related to *O. borneti* Zukal, but the plasm is not keritomized, and the sheath is well developed (Fig. 8).

Filamenta stratum gelatinosum luteo-viridem formantia, ipsa filamenta obscure violaceo-fusca. 7,5—11,3  $\mu$  lata, vagina crassa, stricte adhaerente, hyalina circumdata, ad septa non constricta, apicem versus attenuata, incurva. Cellulae 6—8  $\mu$  longae: plasmate non granulato. Ad *O. borneti* Zukal vergens, ab ea plasmate non keritomizato et vagina crassa differt.

17. *Oscillatoria chlorina* Kütz. (In mud and even in saline waters. Europe, North America, Africa, Antarctica.) Many in collection I.  
 18. *Oscillatoria tenuis* Ag. (Fixed or swimming in stagnant waters; cosmopolitan.) Great masses in collection I.  
 19. *Oscillatoria tenuis* Ag. var. *symplociformis* Hansg. (In flowing waters.) Many in collection 5.  
 20. *Oscillatoria irrigua* Kütz. (In stagnant and flowing waters, or even on damp rocks: cosmopolitan.) Many in collections II and III.



21. *Oscillatoria neglecta* Lemm. (On humid walls and in waters containing putrescent matter.) Many in collection 5.
22. *Oscillatoria limnetica* Lemm. (In the plankton of lakes, frequently in sewage, mud, and occasionally in the gelatinous capsule of other algae.) Many in collection 3, less in collection 4, more in XIII.
23. *Oscillatoria geminata* Menegh. (In peaty bogs, hothouses, thermal springs.) Very many in collection 10.
24. *Oscillatoria pseudoangusta* Claus **var. brevicellulata nov. var.** Filaments solitary, 0,6  $\mu$  wide, bluish-green or almost colourless, not articulated along the septa. Length of cells 0,3  $\mu$ , width about 0,6  $\mu$ . Some cells with one or two luminous grains. The variety differs from the species in its dimensions. (The species occurs in the thermal spring at Bükkszék.) A few in collection 4 (Fig. 10).  
Filamenta 0,6  $\mu$  lata, solitaria, glauco-viridia vel subhyalina, ad septa non contracta. Cellulae dimidio breviores quam latae, 0,3  $\mu$  longae. In cellulis nonnullis punctum unicum vel duo puncta fulgentia visibilia. (Typus in thermis Bükkszékensis inventus.)
25. *Oscillatoria pseudogeminata* G. Schmid. (On grimy, damp walls.) Many in collection V.
26. *Oscillatoria profunda* Kirchn. (On lake muds.) A few in collection XII.
27. *Oscillatoria guttulata* van Goor. (Fixed on lake muds, or freely swimming.) Great masses in collection I.
28. *Oscillatoria agardhii* Gom. (In lake planktons.) A fair amount in collection 1.
29. *Oscillatoria woronichinii* Anissim. (In mineral water lakes in the Ukraine.) Many in collection XIII.
30. *Oscillatoria animalis* Ag. (In cold or warm stagnant waters, on the walls of hothouses; cosmopolitan.) Very few in collection 8.
31. *Phormidium frigidum* Fritsch. Colony thin, skin-like. Filaments bent, entangled. Sheath slimy, diffuse. Filaments strongly articulated along the septa, ends not tapered, their width 0,8 to 1,2  $\mu$ . Apical cells rounded. Cells twice as long as wide, faintly bluish-green, each with a luminous grain by the side of the septa. An interesting occurrence. It is described in two of GETTLER's works (1932, p. 997; 1925, p. 377) as occurring in the antarctic regions and in the High Tatra, while according to HOLLERBACH, KOSSINSKAJA, POLJANSKII, it can also be found occasionally in various parts of the Soviet Union, both in flowing and stagnant waters. (1952, p. 477). (Fig. 3) Many in collection 3. Few in collection II, V, VIII and XII.
32. *Phormidium foveolarum* (Mont) Gom. (On humid soils, damp lime rocks, and also in sewage.) A few in collection 10.
33. *Phormidium henningsii* Lemm. (On peat-moss; in wash-houses.) A fair number in collection 1.
34. *Phormidium molle* Gom. (In stagnant waters; on humid soils.) A few in collection I.
35. *Phormidium pristleyi* Fritsch. Colony soft and of a bright bluish-green, easily falling to pieces on pressure. Filaments coiled and densely intertwined. Sheath tight. Filaments articulated at the septa, fragile, non-tapering, 3,3  $\mu$  wide; apical cells rounded. Cells half as long as wide, faintly bluish green; no grains by the side of the septa. An interesting occurrence. GETTLER, 1925, p. 378. Antartesis. 1932, p. 1008 «Im Süßwasser Antarktis» (Nähere Standortsangaben fehlen). HOLLERBACH does not mention it (Fig. 7).
36. *Phormidium dimorphum* Lemm. Colony skin-like, extended, blackish, bluish-green. The straight or bent filaments frequently take parallel courses, they are strongly articulated along the septa, 3,5 to 5  $\mu$  wide, bright bluish-green, tapering, or else widely rounded off at the end without thinning out. Sheath tight, colourless, thin, not layered, and fails to stain with chlor-zinc-iodine. Cells mostly quadratic, occasionally shorter but at the ends of filaments usually longer than their width; their length varies from 2 to 5,6  $\mu$ , but is mostly 3  $\mu$ . No grains by the side of the septa. Apical cells the shape of an elongated rounded-off cone, or that of a somewhat flattened hemisphere with a cap about 2  $\mu$  wide and 1,5  $\mu$  long. GETTLER, (1925, p. 381 and 1932, p. 1011) «Salinen in Kissingen». HOLLERBACH (p. 481) claims its occurrence in West Siberia, in saline basins and even in the soil. The present author has found it in the thermal spring at Bükkszék. A great number of both forms in collection 2, and a fair number in 7 (Fig. 5).
37. *Lyngbya amplivaginata* van Goor. (In river muds in Holland.) Many in collection V.
38. *Lyngbya erebi* W. et G. S. West. Colony flatly extending, from 3 to 5 mm. thick and of shades varying from dark bluish-green to colourless. Filaments entangled, 0,9  $\mu$  thick, strongly articulated along the septa. Sheath thin and tight. Filaments non-tapering. An interesting occurrence. GETTLER (1925, p. 394 and 1932, p. 1056) «In stehendem Wasser Antarktis». HOLLERBACH does not mention it. A few in collection 6 (Fig. 9).

39. *Lyngbya digueti* Gom. (In stagnant waters.) Many in collection 4.
40. *Lyngbya palikiana* nov. spec. Colony bright bluish-green, forms a membrane floating on the surface of the water; sometimes settles at the bottom of the experimental flask. Filaments form bundles, and are either straight or irregularly bent, 2 to 3  $\mu$  wide, bright bluish-green, markedly articulated along the septa. Sheath thin and adhesive. Cells quadratic or somewhat shorter than wide. Grains on the side walls. Apical cells rounded off. Great masses in collection 7, many in 5 (Figs. 1 and 1a).  
Stratum membranaceum glauco-viride in superficie aquae formans, nonnunquam in vitro substrato adhaerens. Filamenta fascicularia, recta, vel irregulariter curvata, 2—3  $\mu$  lata, laete glauco-viridia, ad septa valde constricta. Vagina tenuis, stricte adhaerens. Cellulae quadratae, vel parum breviores quam longae. Membranae cellularum laterales granulatae. Cellula apicalis rotundata.
41. *Lyngbya martensiana* Menegh. (In stagnant and flowing waters, hothouses : cosmopolitan.) A fair number in collections 5 and 8. (It was not found when the test material collected on the first trip was examined but there was a great number of it in the glass box which had been put back into the cave with the contents of collections 5 and 8). We shall come back to this point.
42. *Schizotrix fragilis* (Kütz.) Gom. (On the border of puddles, on damp walls.) A few in collection 5.
43. *Schizotrix cyanea* Näg. (On damp rocks.) Many in collection 3. Colony black. It occurs in the soot-like deposits in the cave.  
(It is noteworthy that the black coatings occurring in different caves have given rise to contradictory theories since the beginning of the last century. RAISZ (1807) believed them to have been produced by the fire of primeval men, while KYRLE (1923) attributed them to the torches of visitors. Lately it is assumed they are colonies of iron bacteria (MAGDEBURG, DUDICH, JAKUCS). No iron bacteria were found during our two trips to the Baradla cave, while a number of algae could be shown forming blackish or black colonies, e. g. *Gloeocapsa punctata*, *Phormidium foveolarum*, *Phormidium henningsii*, *Phormidium dimorphum* and *Schizotrix cyanea*. It can therefore be assumed that some of the black coatings consist of colonies of algae.)

#### Chlorobacteriaceae

44. *Tetrachloris inconstans* Pascher. (On putrescent mud, in stagnant and flowing waters.) A fair number in collection 7, many in XII.

#### EUGLENOPHYTA

##### Euglenaceae

1. *Trachelomonas* sp. Capsule covered with bristles, elliptic, 8,4 long and 7,5  $\mu$  wide, brownish yellow. Two specimens were found in collection 10.

#### CHRYSOPHYTA

##### Xanthophyceae

##### Sciadaceae

1. *Ophiocytium parvulum* (Perty) A. Braun. (Very frequent : great masses in some places.) A few in collection 5.

##### Chrysophyceae

##### Ochromonadaceae

2. *Ochromonas ovalis* Dofl. (Occuring in great masses.) Many in collection 10.

##### Bacillariophyceae

##### Fragilariaceae

3. *Diatoma vulgare* Bory. (Cosmopolitan. In stagnant and flowing waters, on damp rocks, well-curbs, etc.) Two chains found in collection X.
4. *Diatoma elongatum* Ag. var. *minor* Grun. (Cosmopolitan. In stagnant and flowing waters, on damp rocks, well-curbs, etc. but rather pelagic.) Many in collection XIII.
5. *Fragilaria virescens* Ralfs. (Frequent in mountain waters, springs, sometimes also in low-lands.) A fair number in collection 8.

6. *Fragilaria brevistriata* Grun. (Frequent on banks of lakes.) A few in collections 3 and II, many in 10.

#### Naviculaceae

7. *Navicula mutica* Kütz. var. *nivalis* Kütz. (In fresh waters, on damp rocks; an epiphyte.) A few in collection 6.  
 8. *Amphora ovalis* Kütz. var. *pediculus* Kütz. (Frequently attached to large-sized Bacillariophyta or water plants.) A fair number in collection 9, many in VII and XII.  
 9. *Gomphonema angustatum* (Kütz.) Rabenh. (Cosmopolitan. In stagnant and flowing waters, on damp rocks, curbs of wells, etc.) (Very many) in collection III.  
 10. *Gomphonema bohemicum* Reichelt et Fricke. (In Tyrol. in the neighbourhood of Wiesenegg. Ecology not indicated.) Great masses in collection XII and XIV.

#### Nitzschiaceae

11. *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. (In lakes, brooks, springs; cosmopolitan.) Many in collection V.  
 12. *Nitzschia thermalis* Kütz. var. *minor* Hilse. (Frequent.) A fair number in collection 8.

#### CHLOROPHYTA

#### Chlorophyceae

#### Palmellaceae

1. *Gloeococcus schroeterii* (Chodat.) Lemm. (Very frequent in planktons, katharobe.) Many in collections 1, 3, 10, V.

#### Tetrasporaceae

2. *Tetraspora tarnayana* nov. spec. Mucous colony of irregular shape, bright or dark green. Diameter of cells 13 to 15  $\mu$ . The two flagella 10 to 12 times the cell diameter. More than half of the flagella hanging out of the gelatinous capsule. It differs from *T. gelatinosa* (Vauch.) Desv. sp. in the size of the cells and in the marked protrusion of the flagella from the capsule. It differs from *T. limnetica* W. et G. S. West sp. in colour and size of the cells. A fair number in collection 10, less in 6 (Fig. 2).

Colonia mucosa irregulariter formata, laete vel obscure viridis. Cellulae 13—15 diametientes. Flagella mucosa duo adsunt, longitudine latitudinem cellulae 10—12 $\times$  superantia. Pars major flagellorum e capsula mucosa exstans. A *T. gelatinosa* (Vauch.) Desv. in magnitudine cellularum et flagellis capsula valde exsertis, a *T. limnetica* W. et G. S. West in colore et dimensione differt.

#### Chlorococcaceae

3. *Chlorococcum infusionum* (Schränk.) Menegh. (Frequently in stagnant waters attached to plants; occurs also on humid soils.) A few in collection 3, more in XIII.

#### Chlorellaceae

4. *Chlorella simplex* (Artari) Migula. (Basel. No ecological details available.) A fair number in collection 9.  
 5. *Chlorella miniata* (Näg.) Oltmanns. (Frequent on walls and flower pots.) Very many in nearly all collections.

#### Oocystaceae

6. *Oocystis pusilla* Hansg. (On damp rocks.) Many in collections 10, IV and XI.

#### Coelastraceae

7. *Sorarstrum simplex* Willeä According to Wille (in LEMMERMANN, BRUNNTHALER, PASCHER: Die Süßwasserflora... 1915, p. 200) coenobia round and consisting of 7 cells, which have the shape of elongated eggs ending in 3  $\mu$  long spinules. Seen from their apical side

they are round. Inclusive of spinules, cells  $12\ \mu$  long and  $13\ \mu$  wide. (Novaia Zemlia) (Fig. 11). The colonies found in the cave at Aggtelek greatly resemble Wille's drawing (Fig. 12), the only difference being their size and the absence of spinules in our specimens. Diameter of the colony  $20\ \mu$ , that of the individual cells 6 to  $7\ \mu$ . Several colonies were found in collection 4.

#### Protococcaceae

8. *Protococcus anulatus* Pasch. (Found only in elevated regions.) It was present in all collections except 8 and 10, and in a very great number in 2.

#### Ulotrichaceae

9. *Hormidium flaccidum* A. Br. *forma typica* Heering. (Occurring in the most diverse habitats: on ice, in stagnant and flowing waters, humid soils, on the bark of trees.) Many in collections 2 and I, less in 3 and 4.
10. *Stichococcus bacillaris* Näg. *forma minor* Näg. (Everywhere.) Many in collections 2 and I, less in X and XIII.

#### Chaetophoraceae

11. *Chaetophora elegans* (Roth) Ag. (Widely distributed in stagnant and flowing waters, attached, to water plants, shells and stones, or freely swimming.) Two thick bundles were encountered in collection III.

#### Cladophoraceae

12. *Rhizoclonium hieroglyphicum* (Ag.) Kützinger. (Occurs both in fresh and seawater.) A single bundle developed in collection I, several bundles were found in I and V.

### Ecology

On examining the algal material collected from the cave of Aggtelek a number of questions arises:

1. How do the specified algal species come to be in the cave?
  2. How are they able to live there?
  3. How can there the presence of arctic and antarctic species be explained?
- Several theories are possible in connection with the first question.

1. The algae are being carried into the cave by the streams that flow through them. This assumption fails to explain the presence in the cave of the species that were found in scrapings taken from elevated points on the walls, and from the roof of the cave, to which the water of the streams now never rises. The cave being itself the product of water erosion it is conceivable that some algal colonies have subsisted for millions of years in a more or less unchanged condition on the spot of their original settlement. To this point we propose to revert later in this paper.

2. Individual algal cells are being carried into the cave by currents of air. Satisfactory as this assumption at first appears, it is vulnerable from two points of view. First, although the entire cave is pervaded by strong air cur-



rents, the great number of breaks makes it impossible for the cells or spores to travel further than 20 to 30 m. from the entrance without striking against and becoming attached to some wall. Secondly, owing to the 100% relative humidity of the atmosphere in it, cells swept into the cave will, like dust particles, form nuclei of condensation and precipitate in the very foreground of the cave. Incidentally, this phenomenon accounts for the purity and almost complete sterility of the air within the cave.

3. The algal organisms are deposited on the higher spots on the walls by animals to which they attach, e. g. by bats. This, however, is inconsistent with the fact that whereas bats are known to dwell exclusively in certain definite parts of the cave system, algae have been collected from the walls of other parts. By another hypothesis, algae are spread in the cave by animals of lower orders, such as arthropoda, insects, etc. While this would well explain the distribution of the different algae within the cave, it still leaves open the question as to how they get into the cave at all, since the host animals never leave the cave and mostly occupy its more remote parts.

4. The cells are carried into the cave by the water that seeps into it from above and appears in the form of droplets at the point of stalactites. This assumption is untenable because before reaching the cave the water penetrates several thick layers of rock which act as ultrafilters and free it of all even microscopic impurities. Prof. MÁGÓCSY-DIETZ claims to have seen algal cells in water drops at the point of stalactites but this is no proof of the cells having reached the cave with the seeping water (DUDICH, p. 66).

All our theories having failed, there seems to be no definite answer to the first of our questions unless we assume that the algae have existed in the cave ever since its formation.

As regards the second question, it is known that the algae (except saprophytes and a few parasites) require a certain moisture, heat and light to subsist. While the first two of these requirements are satisfied in the cave, the third factor, i. e. light, is absent. It was shown by MORTON (p. 6) that as little as a 2500th part of normal sunlight intensity sufficed for certain *Cyanophytae* to exist, and so it is conceivable that the light shed by the lamps of visitors, or the guards making their daily rounds, is sufficient for the algal organisms in the cave to complete their assimilative processes. Comparisons with the light requirements of deep-sea algae may help to clear up this point.

It was observed by FELDMANN in 1937 (SMITH, p. 315) that certain green algae are able to live in depths (200 m) to which practically no light can penetrate. It was found by members of the deep-sea exploring expedition «Albatros» (Biebl, p. 37) that even the comparatively very short waves (310 m $\mu$ ) of ultraviolet rays are completely absorbed before reaching such depths. Experiments prove that, beyond a depth of 20 m, every meter absorbs 90% of the residual radiation. Although rays with a still shorter wave length (about

200 m $\mu$ ) penetrate somewhat deeper, they are no longer capable of producing biological effects. Lately it has been discovered that the reason why there are no algae in the lower regions of the oceans is not the absence of light but deficiency in nitrogen. The problem of assimilation in deep-sea algae is still far from being solved.

Soil algae may furnish another basis for comparison. In 1919 MOORE and CARTER found certain *Cyanophyta* 1 m. below the surface of the soil. D. FEHÉR, the recently deceased eminent academician, undertook detailed and precise investigations in this respect (Soil Biology, p. 325). He says: «When placed under the microscope, all our soil samples brought up from considerable depths unfailingly revealed the presence of intact algae which had retained the green colour of their chlorophyll even in depths over 1 m. In 1935 we started experiments that stretched over a number of years. Flourishing algal cultures, grown in light, were placed in suitable vessels and buried in depths of 1 to 1,5 m. On unearthing and re-examining them after 1 to 2 years, it was found that in spite of having been cut off from any source of light in the soil these microorganisms retained their green colour, and that, accordingly, their chlorophyll remained unimpaired». Summing up the result of his investigations performed during many decades, Prof. FEHÉR reaches the following conclusion (I, p. 696—698): «Our results do not allow us to put forward the transition to a heterotrophic mode of life as the sole explanation for the problem of nutrition and assimilation in algal organisms that live in darkness and are able to conserve their green chlorophyll». Prof. FEHÉR failed to achieve an increase in the weight of his algal cultures and, because of methodological difficulties, to attain precision in his assimilation experiments. Nevertheless, he regarded intact retention of the chloroplasts as not quite perfect yet sufficient proof of continued algal life. Our own studies in this respect will be reported later.

Since the end of the last century various views have been developed on how some algal species can tolerate the total absence of light. MAHEU (1860)\* believed that even the very little light emitted by phosphorescent fungi was sufficient to be utilized by algae. To this it must be observed that algae have been found in many caves where there were no luminous fungi. MORTON (p. 4-6) attributed an assimilatory effect to such infinitesimal light as is imperceptible not only to the human eye but even to the most sensitive instruments of today. If we use the word «light» in its physically accepted wider sense, there may be some truth in this hypothesis; it is therefore to be regretted that MORTON omitted to state to which range of the electromagnetic waves he referred when using the term «light» (gamma, ultraviolet, infrared rays, radio waves).

\* See Morton p. 2.

SMITH (p. 315) refers to the long-known phenomenon that in want of light some of the *Cyanophyta* change over to heterotrophic nutrition, provided there is suitable organic matter or abundant anorganic nitrogen at their disposal. They even retain their colour, whereas *Chlorophyta* lose it in darkness to regain it when coming to light again. It is repeatedly emphasized in Prof. FEHÉR's work that he only supplied his cultures with anorganic nutrition, and so the possibility of an adoption of a heterotrophic mode of life was from the outset out of question.

In MAGDEBURG's view, substantiated by observations made in Swiss caves, *Chlorophyta* too retain their colour in darkness, even if they adopt there a saprophytic mode of nutrition. At the same time, he points out sharply how highly improbable it is that the existing chloroplasts should live forth in the cells as functionless rudiments. In setting up his new theory he gives, however, no answer to the question of the real part played by the chloroplasts. In his conception, some of the *Cyanophyta*, or *Chlorophyta*, and the autotrophic iron bacteria that are «never lacking» in caves enter into a state of symbiosis. Equally interesting are MAGDEBURG's attempts to explain the life processes of a stalactite-forming blue alga, the *Hapalosyphon intricatus*, which was first described by him out of caves. He found, this alga lived in the interior of small stalactites comparatively near the entrance and so still received some light: it secreted a considerable amount of calcium and therefore played an important role in the formation of stalactites but, by doing so, it cut itself off from the light. In a section made from a stalactite of this kind, MAGDEBURG observed regular algologic zonation: in the outer part and covered with but a thin layer of calcium there were colonies of *Chroococcus*, *Dactylococcopsis*, which in his view supplied nutriment to the *Hapalosyphon* species occupying the dark interior of the stalactite. He substantiated his opinion by the observations of CHOLODNY who, too, described phenomena believed to be symbiosis of iron bacteria and *Cyanophyta* and of different kinds of *Cyanophyta*, respectively. A number of objections can be made to MAGDEBURG's theory, viz.:

1. Iron bacteria do not live in great masses in all caves, nor do they in the Baradla cave. It is quite possible that they do occur in certain periods and in certain places but not more than three specimens were found during our collections, and these at places from where we were unable to obtain algal cells in cultures.

2. Not only some primitive blue algae but also *Chlorophyta* were found to exist in the entire area where we collected, and it is hardly conceivable that these cells attached to stalactites or walls should all subsist on organic matter. Even MAGDEBURG makes no mention of a state of symbiosis between iron bacteria and *Chlorophyta*, or between *Cyanophyta* and *Chlorophyta*.

3. Experiments to be described below have proved that in the present case there can be no question of any symbiosis either of *Cyanophyta* inter se, or of these and iron bacteria.

4. Using MAGDEBURG's method, we found *Hapalosyphon intricatus* in nearly every one of our collections, also in collections made at a distance of approximately 600 m. from the entrance, in complete darkness. At the same time, we saw no traces of any algal zonation in the cross section of the minute stalactites. This precludes symbiosis of this species and *Chroococcus* or other *Cyanophyta*. MAGDEBURG probably mistook some alga cells attached to the surface of a stalactite for the symbiont of the *Hapalosyphon*.

All hypotheses attempting to solve the problem by attaching special significance to ultraviolet and infrared radiation, or gamma rays emitted by the soil, yielding equally unsatisfactory results, one is bound to say that none of the theories gives a reliable explanation of the active algal life in the cave. It needs to be pointed out that, with the exception of a few isolated cases, the algae in the cave do not appear in an akinetic state as assumed by some but show definite signs of active existence that can be substantiated by the following facts.

a) Microscopical examinations started on the day following that of the collection (especially the second) permitted of the determination of several algal cells and filaments in an unimpaired and assimilatively active condition. It would be practically impossible to demonstrate without cultures all the species described from the cave: it occurred, for instance, that one of the cultures, grown from a particular collection, turned out to be a monoculture, probably because only a single cell, or at most a colony composed of but a few cells had found its way into the vessel. The suspicion may of course arise that the collected material became contaminated: this possibility appears to be excluded by the above-described absolute sterility of the air in the cave as also by our use of sterile implements in collecting. Nor does it seem probable that the *Protococcus anulatus* (grown in the said monoculture), a rather rare alpine species, got into the vessel with the air of the room when the vessel was filled with sterile culture medium in the Institute; this would have been the sole opportunity, as the vessel was opened on no other occasion.

b) The presence of the species *Hapalosyphon intricatus* offers a clear evidence of an active mode of life, as in this species secretion of calcium and assimilation are closely correlated processes. Even MAGDEBURG is convinced that this is not a case of a passive «embedding in stalactite».

c) Poweful and apparently very virulent filaments of *Chantransiae*, covering a surface of several square decimeters and reaching a height of 10 cm. were found in the cave at Abaliget, and there is no reason why one should not suppose similar vitality in existence at Aggtelek.



d) FEHÉR failed to demonstrate an increase in the weight of his buried alga cultures, nor was he successful in performing measurements of assimilation, so that it was in an indirect way, from the unimpaired subsistence of the chromoplasts, that he inferred the existence of a flourishing life activity in his algae. We used the following method: test material collected in the cave was cultured in light, and the flourishing cultures were then taken back to the cave. There sterile Petri dishes were filled with water taken from the cave streams, then inoculated with our cultures by placing into the dishes tiny particles of stalactite or fragments of the wall «green with algae». As the water of the streams contains but a minimum of organic matter, this procedure precluded the possibility of a heterotrophic mode of nutrition. Nor was symbiosis with iron bacteria possible, since our cultures were devoid of such bacteria. By placing our glass boxes at a distance of about 600 m. from the entrance of the cave, it was made impossible that any one *Cyanophyta* that may still have received some little light should become the symbiont of the other, for there reigned the same utter darkness in this part of the cave. The glass boxes were deposited at approximately  $1\frac{1}{2}$  to  $2\frac{1}{2}$  meters above the floor, in more or less closed wall recesses, partly in order to put them beyond even the highest level of possible floods, and partly to protect them from the possible effect of the light shed by the lamps of visitors or those of the guards making their daily rounds.

It merits mentioning that we also succeeded in collecting algae from the «Peace Cave», a part of the system which is visited but rarely; the material in question is now being worked up. This fact apparently disproves two assumptions: (i) that it is the lamp of visitors which supplies the light required for the process of assimilation; and (ii) that the algae are carried into the cave on the boots of the visitors. We collected algae by «climbing» parts of the Peace Cave where no man had trodden before us.

The dishes left in the cave were examined after 6 months and found to be teeming with algae that floated on the surface of the water in the shape of thick membranes, or had climbed up the sides of the dishes covering even their lids. Although we too refrained from measuring weights, yet we believe the facts just described sufficiently prove the active metabolism of these algae. The vitality of some of them is well illustrated by the following example. When first examined, none of our collections appeared to contain *Lyngbya marten-siana*. Yet, on re-determining the contents of our dishes after 6 months of exposure in the cave we were surprised to find a great number of these algae in one of them. It must be supposed that either there was such a small number in the collection at the first inspection that it escaped attention or, else, our cultures were contaminated by the water of the cave stream. In any case, the algae must have been in our material in very small numbers at the outset, and have yet grown to a considerable colony by the time of the second inspection.

The following list shows the specific composition of the cultures taken back into the cave and re-determined after an exposure of 6 months.

It is known that chlorophyllous plants need radiant energy to perform assimilation. Visible light is generally regarded as the principal and almost

Species	No. of dish			After 6 months
	I.	II.	III.	
<i>Cyanophyta</i>				
<i>Synechococcus elongatus</i> .....			+	+
<i>Plectonema puteale</i> .....			+	
<i>Nostoc punctiforme</i> .....	+			
<i>Spirulina laxa</i> .....	+			+
<i>Pseudanabena tenuis</i> .....			+	+
<i>Oscillatoria tenuis</i> .....		+		+
<i>Oscillatoria neglecta</i> .....		+		
<i>Oscillatoria limnetica</i> .....			+	+
<i>Oscillatoria geminata</i> .....	+			+
<i>Oscillatoria agardhii</i> .....			+	+
<i>Phormidium foveolarum</i> .....	+			+
<i>Phormidium henningsii</i> .....			+	
<i>Phormidium dimorphum</i> .....		+		+
<i>Lyngbya digueti</i> .....			+	+
<i>Lyngbya martensiana</i> .....			+	+
<i>Schizothrix fragilis</i> .....		+		
<i>Schizothrix cyanea</i> .....		+	+	+
<i>Chrysophyta</i>				
<i>Ophiocythium parvulum</i> .....		+		+
<i>Ochromonas ovalis</i> .....	+			+
<i>Fragilaria virescens</i> .....		+		
<i>Navicula mutica</i> var. <i>nivalis</i> .....		+		+
<i>Nitzschia thermalis</i> .....		+		+
<i>Gloeococcus schröteri</i> .....	+		+	+
<i>Chlorophyta</i>				
<i>Tetraspora tarnayana</i> .....	+			
<i>Chlorococcum infusionum</i> .....	+	+		+
<i>Chlorella miniata</i> .....		+	+	+
<i>Oocystis pusilla</i> .....	+			
<i>Protococcus anulatus</i> .....		+	+	+
<i>Hormidium flaccidum</i> .....		+	+	+
<i>Stichococcus bacillaris</i> f. <i>minor</i> .....			+	
<i>Rhizoclonium hieroglyphicum</i> .....			+	+

the only source of such energy. Biebl observed that certain pelagic algae absorb considerable amounts of ultraviolet rays ( $\lambda = 200$  to  $400 \text{ m}\mu$ ); these rays can, however, play no part in the assimilatory process of cave algae since — as has been demonstrated by FEHÉR, FRANK, SZELÉNYI and SCHEITZ (FEHÉR 1953. p. 205) — they are stopped even by quite thin layers of soil. X-rays of still shorter wave lengths generally exert a bactericide, destructive or growth-inhibiting effect, although they have no practical importance in soil biology, as was stated by FEHÉR (1953. p. 209). Investigations into the effect of infrared rays on soil algae proved that, while these rays may somewhat heat up the surface of the soil, they exert no assimilative action, and it is sure that this applies to cave algae as well. As regards MORTON's above-mentioned theory about the invisible rays, only the long radio waves and the various very short gamma waves have still to be considered. As radio waves exercise no physiological effect, there is no need to speak of them. There remain the gamma rays, and it was to be seen whether there existed in the Aggtelek cave a gamma radiation strong enough to be utilized by the algae for assimilatory purposes. Such supposition was justified by the fact that, in the thirties, STOKLASA and PENKOVA (p. 413) observed certain algae which while kept in radium light, multiplied and increased in weight.

To settle the problem, the Institute of Botanical Taxonomy organized, on December 12, 1954, a third trip to Aggtelek under the guidance of Miss P. PALIE which was joined by Z. TÁRCZY-HORNOCH of the Technical University who equipped himself with GEIGER-MÜLLER counting tubes taken from the Central Physical Research Institute. Our gratitude is due to Prof. K. SIMONYI, director of the Departement of Atomic Physics of that Institute, for having facilitated these investigations by his valuable advices and by lending the necessary instruments.

The measurements gave negative results in as much as it was found that, far from reaching even the mean value of the gamma radiation in Budapest, the intensity of the gamma rays was not more than one fifth of that value in some places of the cave. (The appendix contains a detailed report on the local distribution of the radioactivity and the method of assessment.)

We are now again faced with two moot questions:

1. Is the slight emission of gamma rays found in the cave and due probably to cosmic radiation, sufficient for the assimilation of algae, or in other words are the alga cells able to take up at all the existing quanta which are few in number but large in size?

2. If it is not from this minimal but still demonstrable radiation that the algae take up the energy required for their assimilative function, what do they utilize for this purpose?

Because of technical difficulties, it is for the time being impossible for us to decide the first problem.

The method that will at one time have to be employed is briefly this: the cultures must be placed in rayproof cases of lead with walls of 15 to 20 cm thickness. A stoppage in their growth or their death would prove that the slight radiation existing in the cave, as measured by us, suffices for the algae there to assimilate  $\text{CO}_2$ . Increasing doses of radioactive substances, emitting known quantities of radiant energy, will then have to be added to the cultures in the cases, in order to ascertain the minimum amount of radiation required for a continued metabolistic activity of the algae. Even after that the problem of how the cells are able to take up rays of such a high energy and, consequently, of such a high power of penetration, and to utilize them for assimilative purposes, will remain unsolved. STOKLASA and PENKOVA did not deal with this question.

It is known that gamma rays are stopped only by heavy metals and their salts, and it is also known that these metals have a toxic effect on plasma colloids: proteins are precipitated while complex is formed. The question has been evaded by the introduction of the concept of «hits». GLOCKER defines «hit» in the following manner (FEHÉR 1953, p. 207 — the original work was, unfortunately, not available): „«hit» means the penetration of a photo- or Compton-electron through the «ray sensitive» mass of the cell or bacterium, and its ionizing action therein.“

Recent researches have shown this «ray-sensitive» space to be but a small fraction of the entire mass of the bacterial body. GLOCKER (1949) found that the «ray-sensitive» space of a bacterium of medium size consists of about 250 spherules with diameters hardly exceeding  $12 \mu$  or  $120 \text{ \AA}$ . A single quantum if it hits this comparatively small area may destroy it, while all other quanta of the ray will pass ineffective.

PIETSCHMANN (p. 128) made similar experiment on green algae, and found that doses of 100 to 200 roentgen were lethal to *Chlorella*, although they were but one twentieth part of the resistance as measured in *Escherichia coli* units. We have thus succeeded in getting round the problem by introducing the concept of the ray-sensitive space but only at the price of having raised another problem: if *Chlorella* and other green algae are so sensitive to radiation, how was it possible that, far from being killed, the cells exposed to direct radium energy in STOKLASA and PENKOVA's experiments were able to multiply? Although it was demonstrated in PIETSCHMANN's later experiments that some algal cells survived even radiations of 10 000 roentgen that lasted from 5 to 10 minutes, the said contradiction does not seem to be fully explained.

In any case, the experiments of STOKLASA and PENKOVA seem to confirm that radioactivity is being utilized by algae, if they stood it at all; it remains nevertheless an open question whether it is this source which is used by the algae or rather some other as yet unknown kind of energy. This leads



us to the other problem: if algae are able to exist in «absolutely rayproof space» where does the energy they utilize come from? The only explanation which offers itself is Prof. FEHÉR's theory to the effect that every substance emits rays of very short wave lengths and a great power of penetration of which, so far, only their supersensitive biological detectors are known.

It has been known since the nineties of the last century that a certain radiation is emitted also by inactive, i. e. non-radioactive, metals. ELFVING (1890) discovered this effect on *Phycomyces nitens*; the problem was treated, later by THIELE and WOLF (1899), LUGER and SPÄT (1920), RIED (1931) LAGRANGE and BOUCHER (1932); RIVERA and his collaborators studied the question on plants of higher orders in 1935—39; having experimented in the Leningrad Roentgen Institute since 1933, NADSON and STERN succeeded in arranging the ray-emitting metals in a progressive series.\* Yet, only Prof. FEHÉR and his collaborators (from 1938 to our days) have been able to demonstrate the existence of strict quantitative relations between the mass of the radiating substance on the one side and the biological effect of the radiated energy, further its absorption by heavy metals, on the other side. By a stroke of genius this prominent worker generalized his experimental findings and extended his studies on the phenomenon to the non-metallic substances, and thereby started a series of new and fertile investigations in nuclear physics concerning the structure of matter. No satisfactory physical interpretation of the phenomenon has yet been found but there is no doubt as to its existence, and it has been pointed out by HOLLERBACH, the eminent Soviet scholar, (1953, p. 108) that FEHÉR's biophysical conception is in perfect harmony with the quantum theory of today.

It will be seen from the above that we are not yet in a position to give a satisfactory answer to the second question either; it is to be hoped that a solution will be found within the next few years.

As regards our third problem, that is, how the presence of arctic and antarctic algae in the cave can be explained, we must be content with more assumptions. If we attempt to draw a parallel between the cryobiont organisms and the species enumerated below we shall find only three species, i. e. *Hormidium flaccidum* and *Stichococcus bacillaris* f. *minor* that play a constant part in the formation of coloured snows. The two latter are cosmopolitan; although *Phormidium frigidum* too has been found in the Soviet Union, its habitat is not reliably stated. So a comparison with cryobiont organisms does not help us in solving the problem. It is probable that in the present case we have to do with glacial relics; these settled in the cave when it was formed, and habituating themselves to the cave's constant temperature of about 10°C, they found there a refuge from the rising temperatures of the interglacial

\* (See Fehér, 1953. p. 253.)

epochs. These warm epochs killed the glacial hardy algae not only in the neighbourhood of the Baradla cave but in all lower regions throughout Europe, and only those few species managed to survive the intervening higher temperatures which took shelter in the caves or high mountains.

The following list gives the alpine arctic and antarctic algal species, indicating the mean annual temperature of their habitat. The forms marked with asterisk are ubiquitous to which the above arguments do not fully apply.

Name of species	Occurrence		Annual mean temperature °C
<i>Plectonema puteale</i> * ...	Alaska	Southeast Region of the River Yukon	5,6—6,4 —3,5— —5,1
<i>Spirulina laxa</i> * .....	Wisconsin	Lake shore Plateau	4,5 7,3
<i>Oscillatoria chlorina</i> *	Antarctica		
<i>Phormidium frigidum</i>	Antarctica High Tatra	Árvaváralja 501 m Kőrösmező 652 m	6,2 6,0
	European high mountains (500—1200 m)	Engelberg 1018 m St. Beatenberg 1148 m	5,2 6,0
<i>Phormidium pristleyi</i> ..	Antarctica	50° of latitude 55° « « 60° « « 65° « « 70° « « 75° « «	5,8 1,3 —3,4 —8,2 —13,6 —20,2
<i>Lyngbya erebi</i> .....	Antarctica	as above	
<i>Protococcus anulatus</i> ..	Central European high mountains	see <i>Phormidium frigidum</i>	
<i>Sorastrum simplex</i> ? ..	Novaya Zemlya	Markowo 64° of lat. Kola peninsula 68° Narwik 68° of lat. Sodankylä 67° of lat.	—9,1 —0,7 —1,7 +0,6
<i>Hormidium flaccidum</i> *	Central European high mountains	see <i>Phormidium frigidum</i>	
<i>Stichococcus bacillaris</i> <i>f. minor</i> .....	Antarctica	see <i>Phormidium pristleyi</i>	

Our work is far from being completed, the problems are manifold, and their solutions require further prolonged but very intriguing research work.

Our acknowledgement is due to Miss. P. PALIK who, besides drawing our attention to the problems in question, spared neither efforts nor pains to lend her assistance throughout our investigations; we are also indebted to Prof. R. Soó, who supported our efforts during the whole of the two years not only by his valuable advices and his devotion to our problems but also

by having arranged the material aid required; we must thank also Prof. E. DUDICH for giving us constant advice, making much of the pertinent literature available, and taking an active interest in our algological investigations.

## APPENDIX

REPORT ON THE MEASUREMENTS OF RADIOACTIVE RADIATION IN THE STALACTITE CAVE  
OF AGGTELEK, PERFORMED BETWEEN DECEMBER 10 AND 12, 1954

By

Z. TÁRCZY-HORNOCH

Assistant at the Technical University, Budapest

In the course of the investigation the following instruments were used: A rate meter of type GK2 for  $\beta$  and  $\gamma$ -radiation built by the Central Research Institute for Physics, and a battery-operated counter equipped with a counter-tube of type NG 101, made by the Geophysical Institute.

The investigation was made mainly for the qualitative determination of the radioactive radiations in the cave. The time at our disposal, altogether 13 hours of working in the cave, could not have been sufficient for the accurate radioactive mapping of a cave system several kilometres long, even if the most elaborate instruments had been used. If that object is to be achieved, systematic and several times repeated sets of measurement will have to be made involving much longer periods of investigation.

After a preliminary deliberation on the above circumstances I decided to choose as the primary objective the study of those parts of the cave only, whose radiation promised to be the most interesting, and then, by way of compromise, to investigate there at as many points as possible contenting myself with a lesser accuracy. Assuming, namely, a constant radioactive source in a fixed position, the average relative error in a separate counting of  $n$   $\gamma$ -photons is given by the Poisson formula

$$h_1 = \frac{\sqrt{n}}{n}$$

which means that for ensuring an accuracy of 3% roughly thousand impulses are to be counted.

From this point of view, it would seem that GM tubes with the greatest possible effective surface are desirable, for their use increases the number of impulses registered during a fixed time interval, which means increased accuracy. However, on taking into account the finite resolving power,  $\tau$ , of the counter, we find that the greater the number of impulses in unit time, the

greater is the probability of two consecutive impulses being separated by a time shorter than  $\tau$  and leading to faulty recording. In first approximation the average relative error due to this effect is given by

$$h_2 = \frac{\tau}{t}$$

where  $\tau$  is the resolving power mentioned above and  $t$  the *average* interval between two consecutive impulses. Contrary to the former one, this last effect recommends the use of GM tubes of smaller dimensions, by which it can be achieved that the error  $h_2$  be small; and if the error  $h_1$  is to be kept low at the same time, the duration of the observation must be considerably lengthened.

These considerations have led to the selection of the tube NG 101, the zero effect of which at Budapest, averaged from many measurements, amounts to 94 impulses per minute. The same tube covered by a lead shield 4 cm thick gives a zero effect of 37 counts/minute. Each observation was scheduled for 5 minutes. In this manner it was possible to keep the average error of the entire set of measurements in the neighbourhood of 15%, not once exceeding 20%. (It can easily be understood that reducing the error to only 13% by using a tube with a zero effect of one fourth the one used, would have claimed a duration of measurement five times as long, i. e. 25 minutes in each case, which was entirely out of question.)

It needs to be mentioned that other sources of errors may also have impaired the measurements, such as radioactive contaminations imported into the cave (e. g. AUER burners), variations in the battery voltage caused during several hours by the 100% relative humidity, leakage currents of the cable and leads caused by moisture, etc.

These possible sources of errors were constantly kept in mind and by performing control measurements, the evidently faulty data were immediately discarded. The attached table contains only data regarded as correct. It shows the date, time, and approximate site of each observation, followed by an indication of its peculiar circumstances. The measurements performed in air, stalactite, limestone, clay, and pebbly sediment are designated by the letters a, st, lst, cl, and ps, respectively. For all the measurements, except for those performed in air, the position of the GM tube is also given [— horizontal, / vertical, / obliques] with an indication of the degree of covering of the tube by the material investigated, given by the angle of contact in a plane perpendicular to the tube axis.





*Radioactive radiation measurements in the stalactite cave at Aggtelek*

Serial No.	Date and time	Site where measurement was made	Peculiar circumstances of measurement	Impulses per 5 min.
1.	Dec. 10	Mountain lake hotel .....	a	487
2.	16 <sup>40</sup>	Entrance to cave .....	a	427
	17 <sup>05</sup>			
3.	17 <sup>15</sup>	First stairs: about 180 m .....	a	236
4.	17 <sup>30</sup>	About 460 m .....	a	277
5.	18 <sup>00</sup>	In the middle of Concert Hall .....	a	520
6.			a	537
7.			a	361
8.	18 <sup>25</sup>	At sign No. 36 .....	a	364
9.			st.   270°	178
10.			st. — 200°	243
11.			1st. — 180°	226
12.	19 <sup>10</sup>	At sign No. 30 .....	a	410
13.			st. — 180°	176
14.	19 <sup>45</sup>	On the way back: Concert Hall .....	a	410
15.			st. — 180°	176
16.	22 <sup>15</sup>	Mountain lake hotel .....	a	419
17.	Dec. 11.			
	14 <sup>00</sup>	Cave hotel .....	a	352
18.			a	355
19.	14 <sup>25</sup>	Charnel house .....	a	140
20.			st. — 200°	103
21.			st.   300°	70
22.	14 <sup>50</sup>	After King's Well .....	st.   300°	63
23.	15 <sup>00</sup>	Cathedral .....	a	189
24.	15 <sup>15</sup>	Concert Hall behind Aquarium .....	st.   180°	244
25.		In the middle .....	a	191
26.			a	165
27.	15 <sup>40</sup>	Nádor street, the place of first glass box .....	st.   270°	182
28.	15 <sup>45</sup>	In the place of second glass box .....	st.   90°	183
29.	16 <sup>05</sup>	In the place of third glass box .....	st.   270°	164
30.	16 <sup>15</sup>	Nádor memorial tablet .....	st.   270°	112
31.	16 <sup>25</sup>	Bridge behind flood lock Sign No. M I 1926 ...	ps. — 270°	321
32.	16 <sup>45</sup>	Staggered dentation .....	ps. — 180°	241
33.			st.   270°	135
34.	17 <sup>00</sup>	20 m from cement ramp .....	cl. — 180°	392
35.		1,5 m further .....	st.   270°	263
36.		Farther from clay .....	st. — 270°	67
37.		20 m, on clay again .....	cl. — 180°	505
38.	17 <sup>45</sup>	Two ramps .....	a	222
39.		On the highest point .....	a	220
40.	18 <sup>20</sup>	Dining room .....	ps. — 180°	327
41.			st. — 180°	208
42.	19 <sup>45</sup>	Vöröstó exit .....	st. ps. 180°	327
43.			slt. ps. — 180°	263
44.		Gangway .....	a	241
		<i>Control measurements*</i>		
45.	14 <sup>10</sup>	Aggtelek cave Concert Hall on concrete ....	a	452
			— 180°	466
47.	14 <sup>20</sup>	On the way out, about 460 m .....	cl. 180°	460
48.			1 st. / 180°	225
49.	15 <sup>25</sup>	Railway station .....	a	430
			a	470
		Mean in Budapest .....	lead — 360°	185

\* 1' measurement converted to 5' measurements.

This separate treatment of the observations performed in the air, resp. on the surface or in a hole of rock was necessary, because already the very first observations showed that the radiation of the cave atmosphere was rather inhomogeneous and the radiations measured in air were merely the resultants of those of the rocks around. The figures in the last column of the table give the intensity of the radiation expressed in the number of impulses counted in five minutes. In two rows at the foot of the table are given the numbers of impulses calculated to a five minute observation at Budapest, with (2) and without (a) lead shield.

The contents of the table can be summarized in the following statements :

1. No appreciable radioactivity can be observed in the stalactite cave of Aggtelek. In some places, e. g. in the Charnel House, the radiation is rather remarkably low and, within the experimental errors, is nowhere above the average of Budapest.

2. The radiation minima are invariably to be found in places where there is no sediment. The basic limestone and the stalactites and stalagmites were found to have zero activity, within the errors. On the other hand, the sediments, mainly the clay, showed everywhere slight  $\gamma$ -activity.

The question as to what amounts of radioactive materials did give rise to the observed activity and whether uranium, thorium or potassium emits it, cannot be decided unless by lengthy and costly laboratory determinations.

In conclusion, it needs to be mentioned that nowhere in the cave was  $\beta$ -activity observable.

## LITERATURE

- BIEBL, R. : Ultraviolettabsorption der Meeresalgen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. (45. 2. 39—41. 1952.
- BOROS, Á. : Die Vegetation d. Eishöhlen von Szilice u. Barka. Bot. Közl. 32. 104—114. 1935.
- CLAUS, GY. : Algologiai vizsgálatok a bükkszéki hévforrásban. (Algological studies of the thermal spring at Bükkszék. Under publication.)
- DUDICH, E. : Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle Baradla in Ungarn. 1—246. 1932. Wien.
- FEHÉR, D. : Talajbiologia. (Soil Biology.) 139—150., 201—221., 261—317. 1954. Budapest.
- FEHÉR, D. : Untersuchungen über d. biologische Wirkung d. kurz-welligen Strahlung, d. Elemente. Mitt. a. bot. Inst. d. ung. Univ. f. techn. u. wirtsch. Wiss. I.—XII. Mt. 1943—1950. Sopron.
- FRITSCH, F. E. : The structure and reproduction of the algae. I. 1—791. 1935. II. 1—939. 1945. Cambridge.
- GETTLER, L. : Cyanophyceae. Pascher's Süßwasserflora. H. 12. 1—281. 1925. Jena.
- GETTLER, L. : Cyanophyceae. Rabenhorst's Kryptogamenflora. Bd. 14. 1—1196. 1932. Leipzig.
- HEERING, W. : Chlorophyceae. Pascher's Süßwasserflora. H. 6. 1—250. 1914. H. 7. 1—103. 1921. Jena.
- Голлербах, Косинская, Полянский : Определитель пресноводных водорослей СССР. Синезеленые водоросли. Вып. 2. 1—199. 1953. Москва.
- Голлербах : Роль водорослей в почвенных процессах. Труды конф. по вопр. почв. Микробиол. 98—108. 1953. Москва.
- HUSTEDT, F. : Bacillariophyta. Pascher's Süßwasserflora. H. 10. 1—462. 1930. Jena.
- HUSTEDT, F. : Kieselalgen. Rabenhorst's Kryptogamenflora. Bd. 7. 1—920. 1930. Leipzig.
- JAKUCS, L. : Az aggteleki cseppkőbarlang (Stalactite cave at Aggtelek). 1952. Budapest

- KOL, E. : The Snow and Ice Algae of Alaska, Smithsonian Miscellaneous Coll. W. 101. Numb. 16. 1—32. 1942. Washington.
- KOL, E. : Vergleich d. Kryovegetation d. nördlichen u. südlichen Hemisphäre. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 40. 835—846. 1944. Jena.
- KOL, E. : Vergleich d. Kryovegetation d. Alpen u. d. Karpaten. Verhandl. d. Internat. Vereinig. f. theor. u. angew. Limnol. 10. 243—246. 1949. Stuttgart.
- KÖPPEN—GEIGER : Handbuch d. Klima. Ser. B. T. 4. U. 11.
- LEMMERMANN, E. — BRUNTHALER, J. : Chlorophyceae. Pascher's Süsswasserflora H. 5. 1—250. 1915. Jena.
- MAGDEBURG, P. : Organogene Kalkkonkretionen in Höhlen. Sitzungsber. d. Nat. Ges. 59. 14—26. 1929—1932. Leipzig.
- MORTON, F. : Höhlenpflanzen. Speleologische Monogr. Herausgeg. v. Kyrle. Bd. 5. 1—16. 1925. Wien.
- PALIK, P. : Beiträge zur Kenntnis d. lithophyten Algenvegetation des Bükk-gebirges. Index Horti Bot. Univ. Budapestinensis. Bd. 3. 143—150. 1938.
- PASCHER, A. : Heterokontae. Pascher's Süsswasserflora. H. 31. 1—250. 1925. Jena.
- PASCHER, A. : Heterokonten. Rabenhorst's Kryptogamenflora Bd. 11. 1—1092. 1939. Leipzig.
- PIETSCHMANN, K. : Über d. Bestrahlung von *Chlorella vulgaris* mit Röntgen strahlen. Arch. Mikrobiol. 8. 126—130. 1937.
- SMITH, C. M. : Manual of Phycology. 1—376. 1951. New—York.
- STOKLASA & PENKOVA : Biologie d. Radiums u. Uraniums. 598—612. 1932. Berlin.
- TILDEN, J. : Minnesota Algae, 1—302. 1910. Minneapolis.

## О ФЛОРЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПЕЩЕРЫ БАРАДЛА В АГГТЕЛЕК

ДЬ. КЛАУС

Резюме

Изложены результаты альгологических и радиологических исследований, проведенных в пещере Барадла у с. Аггтелек в течение двух лет.

Было установлено, что в сталактитовой пещере Барадла — расположенной в северной части Венгрии на территории, известной под названием Торнаи Карст, длиной приблизительно в 22 км., со среднегодовой температурой в 10°C, и относительной влажностью воздуха в 80—100%, — произрастает значительная флора водорослей.

Сборы проводились следующим образом:

Исходя из входа № 1. на территории, распространяющейся до 500 м., были взяты со стен соскобы до высоты в 160 см. Кроме того проводился сбор планктона в ручейках пещеры и в аквариуме. Из полученного материала в стерильных чашках Петри на питательной среде, изготовленной раствором Кюпа, выводились водоросли, исследование которых дало следующие результаты.

44 вида, разновидности и формы относятся штамму *Cyanophyta* (синезеленые водоросли), 1 вид к штамму *Euglenophyta* и 12 видов и разновидностей к штамму *Chrysophyta* (точнее 1 вид к классу *Chrysophyceae* 1 вид к классу *Xanthophyceae*, и 10 видов и разновидностей к классу *Bacillariophyceae*) а остальные 12 видов и разновидностей — к классу *Chlorophyceae* штамма *Chlorophyta*. Из вышеприведенных видов новыми для науки являются следующие: *Tetrapedia reinschiana* Arch. f. *aggtelekiensis* n. f., *Oscillatoria dudichiana* n. sp., *Oscillatoria pseudoangusta* Claus var. *brevicellulata* nov. var., *Lyngbya palikiana* n. sp. *Tetraspora tarnayana* n. sp. а многочисленные виды новые для Венгрии.

Из результатов исследований можно сделать следующие выводы:

I. Было установлено, что все гипотезы, выдвинутые относительно вопроса, каким образом водоросли попадают в пещеру, как например гипотеза, согласно которой клетки переносятся в пещеру воздушным потоком, водой или пещерными животными, неудовлетворительны. На основании нам ныне известных фактов нельзя выдвинуть гипотезу, удовлетворяющую все требования, разве только на основании предположения, что водоросли произрастают там уже со времени возникновения пещеры. Эта теория подтверждалась бы существованием в пещере следующих видов, известных ныне только в Арктике или же Антарктике: *Oscillatoria chlorina*, *Phormidium pristleyi*, *Lyngbya erebi*, *Sorastrum simplex*.



II. Несмотря на полное отсутствие света водоросли ведут в пещере не латентную, а активную жизнь; это доказывается:

1. видом *Napalosiphon intricatus*, выделяющим кальций в ходе ассимиляции, и тем обстоятельством, что в пещере обнаружены как этот вид, так и многочисленные конкреции извести;

2. исследованием так называемых «черных покрытий» пещер, которые долго считались колониями железобактерий, или же сажой. Удалось выявить, что эти «черные покрытия» в значительной мере состоят из следующих водорослей: *Gloeocapsa punctata*, *Phormidium foveolarum*, *Ph. dimorphum*, *Ph. Henningii* и *Schizothrix cyanea*;

3. наконец, повторным исследованием возвращенных в пещеру культур. Выявилось, что виды, культивированные на свете, не погибали в темноте пещеры, а в значительной степени размножались.

Ввиду того, что проведенные в пещере радиологические исследования выявили наличие в пещере лишь минимального гамма-излучения (часто примерно одна треть надземного излучения), что в пещере вовсе нельзя выявить бета-излучения, далее, что при данных условиях нельзя рассматривать источником энергии для ассимиляции пещерных водорослей никакое излучение, относящееся к одной из известных до сих пор областей электромагнитных волн, — то остается открытым вопрос, какой же энергией пользуются эти, содержащие хлорофилл и живущие в темноте растения для своей продукции. До окончательного выяснения этого вопроса следует принять известную теорию Д. Фехера о микроволновой радиации.

III. На основании присутствия арктических и антарктических видов можно предположить, что эти водоросли в качестве гляциальных реликтов сохранились в пещере при постоянной температуре воздуха в 10°C еще из ледникового периода, то есть со времени возникновения пещеры.

# DIE GEWEBEENTWICKLUNG UND WURZELBILDUNG DES PLAGIOTROPEN SPROSSES VON *COTINUS COGGYRIA* SCOP.

Von  
JOLÁN GÖRGÉNYI-MÉSZÁROS

*Botanisches Institut der Hochschule für Garten- und Weinbauwissenschaft*

(Eingegangen am 3. IV. 1955)

Eine der am meisten Gerbstoff liefernden Pflanzen Ungarns ist *Cotinus coggyria* Scop., ein charakteristisches pontisch-mediterranisches Florenelement. Dementsprechend verträgt sie gut Hitze und Dürre und ist anspruchslos. Diese Eigenschaften machen sie zur Beforstung von kahlen, wirtschaftlich sonst nicht nutzbaren Gebieten geeignet. Im Gegensatz zu diesen guten Eigenschaften bedeutet es jedoch einen grossen Nachteil, dass sie sich vegetativ nur schwer vermehren lässt.

Während der Schwierigkeiten, die sich bei der Klärung dieser Frage ergaben, tauchte der Gedanke auf, die Ursachen dieser Schwierigkeiten auch anatomisch zu untersuchen. Mit diesem Ziele wurden im März 1953 histologische Untersuchungen angesetzt. Die Vorversuche erwiesen sich in jeder Hinsicht als interessant, so dass die Arbeit fortgesetzt wurde.

Einzelne auf der Bodenoberfläche liegende plagiotope Sprosse des Busches werden von Laub und Humus zugedeckt und bilden nach einer gewissen Zeit Wurzeln und breiten sich ausläuferartig aus. Aus diesen verholzten Teilen wurde versucht, Stecklinge von 8 bis 10 cm Länge zu gewinnen. An den zur Vermehrung verwendeten holzigen Stecklingen beginnen die ruhenden Knospen auszuschlagen, wobei zwar die sich entwickelnden grünen Sprosse Wurzeln treiben, während der ursprüngliche Sprosssteckling nicht mehr imstande ist, neue Wurzeln auszubilden. Die zu lösende Aufgabe sollte nun darin bestehen, die Ursachen hierfür anatomisch klarzustellen. Zur Untersuchung der älteren Teile war es aber unbedingt notwendig, auch die Gewebeentwicklung der jüngeren Teile zu kennen.

Auf diese Weise lassen sich die im nachstehenden beschriebenen Untersuchungen in zwei Teile gliedern. Der erste Teil der Arbeiten war der Gewebeentwicklung des Sprosses von *Cotinus* gewidmet. Im Zusammenhang damit wurde untersucht, wie die Differenzierung der einzelnen Gewebe, hauptsächlich der Leitungsgewebe im Meristem des Sprossvegetationskegels vor sich geht, die laut der Feststellungen von SCHÜEPP (39) eine progressive Umwandlung ist. Im zweiten Teil der Arbeiten wurde die aus den holzigen Dauergeweben entstehende sprossbürtige Wurzelbildung untersucht, die vom Standpunkt der Gewebeentwicklung aus gesehen ein regressiver Prozess ist.

Hinsichtlich der Anatomie von *Cotinus coggygia* fanden sich in der Literatur folgende Angaben: die Werke von SOLEREDER (41) sowie neuestens von METCALFE und CHALK (29) fassen die auf die Familie der *Anacardiaceae* bezüglichen allgemeinen Kenntnisse zusammen. URSPRUNG (46) erwähnt die exzentrischen Jahresringe der Pflanze. TROLL (44) beschreibt die Morphologie der pleuroplastisch entstandenen Blätter. Über die Xylotomie der Pflanze unterrichtet eingehender eine Arbeit von GREGUSS (14).

### Die Gewebeerentwicklung des Sprosses

Das Untersuchungsmaterial wurde von dem oberhalb der Ortschaft Balatonarács, in der Nähe des Plattensees (Balaton) gelagerten Berge Tamás-hegy gesammelt, wo diese Pflanze im dortigen *Querceto-Cotinetum* in sehr grosser Zahl vorkommt. Auf Grund der Erfahrungen, die bei der lückenhaften Sammlung im Jahre 1953 gemacht wurden, wurde im Jahre 1954 bereits Ende Februar mit der Sammlung und Untersuchung der im scheinbaren Ruhezustand befindlichen Pflanze begonnen. Im weiteren wurden das Austreiben und dann die Entwicklung des Sprosses aufmerksam verfolgt und das Untersuchungsmaterial in den aufeinanderfolgenden, charakteristischen Entwicklungsstadien gesammelt.

Auf dem Gebiete der histologischen Untersuchungen hat sich SCHMIDT (38) ausführlich mit dem Formenreichtum der Sprossvegetationskegel und ihrem Aufbau in seiner 1924 erschienenen Arbeit befasst. Es untersuchte hierbei ausschliesslich dikotyle Pflanzen mit dekussierten Blättern. Es bestätigt die bereits von ASKENASY erkannte Tatsache, dass im Sprossvegetationskegel im Laufe des Wachstums Änderungen in bezug auf Form und Grösse auftreten. Die Formänderungen in der Grösse bzw. Ausdehnung des Sprossvegetationskegels hängen mit der Blattinitiation zusammen und bewegen sich stets zwischen zwei Grenzwerten. SCHMIDT lehnt die Histogentheorie HANSTEINS ab und erkennt ausschliesslich die Berechtigung des Dermatogens an. Er untersucht das Urmeristem nur an sich und zieht dabei die spätauf tretende anatomische Differenzierung nicht in Betracht. Er unterscheidet eine periphere Schicht von einer stets bestimmten Zahl von Zellreihen und eine zentrale Zellgruppe. Die äussere Schicht nennt er *Tunica*, das von diesem umschlossene Gewebe *Corpus*.

Die von SCHMIDT begonnenen Sprossvegetationskegel-Untersuchungen wurden von zahlreichen Forschern fortgesetzt. So untersuchte RÖSLER (32) den Sprossvegetationskegel von *Triticum vulgare*, während die Untersuchungen von FOSTER (8, 9, 10), die sich auf die Sprossvegetationskegel der *Cycadaceae* bezogen, unsere diesbezüglichen Kenntnisse bedeutend erweitern. KORODY (26) befasste sich mit den Sprossvegetationskegeln der Nadelhölzer. In seiner Arbeit unterschied er im Laufe der Entwicklung des Vegetationskegels verschiedene Entwicklungsstadien, so die Ruheperiode, den Zustand der Ausdehnung und das Stadium der Entstehung der Blattanlagen. GIFFORD (12) stellt bei den holzigen Ranalen fest, dass die am Sprossvegetationskegel beobachteten Veränderungen in Grösse, Form und Zonen die Ergebnisse der periodischen Aktivität sind. ROUFFA und GUNCKEL (31) führten unter den Tribus der Familie der Rosaceen vergleichende Untersuchungen durch, auf Grund derer sie die Ansicht äussern, dass die Ausbildung der ein- oder mehrschichtigen *Tunica* sowohl eine ontogenetische als auch eine phylogenetische Bedeutung innerhalb der Familie der Rosaceen haben kann. POPHAM und CHAN (30) schildern die Zonationen des Sprossvegetationskegels von *Chrysanthemum morifolium*.

In der vorliegenden Arbeit werden die Ausdrücke *Corpus* und *Tunica* im klassisch gewordenen Sinne der Arbeiten SCHMIDTS gebraucht. Unter *Tunica* wird jene oberflächliche Zellschicht verstanden, in der im Laufe der Teilung nur antiklinal gerichtete Zellwände entstehen, während unter dem Begriff von *Corpus* jener Gewebeteil zu verstehen ist, in dem die Bildung der Zellwände im Verhältnis zur Oberfläche sowohl in periklinaler als auch in antiklinaler Richtung erfolgen kann.

Es wurde nun untersucht, ob sich diese beiden Geweberegionen gut voneinander unterscheiden lassen und wie sich die verschiedenen Funktionen vershenden Gewebesysteme im Laufe der Entwicklung aus diesen Geweberegionen ausbilden.



Hierbei wurden vor allem die Ergebnisse von HEGEDÜS (22) in Betracht gezogen. Dieser Verfasser stellt nämlich in der oben zitierten Arbeit fest, dass das Verhältnis zwischen Zelldurchmesser und Zellkerndurchmesser, die von ihm «zytokare Verhältniszahl» genannt wird, geeignet ist, die verschiedenen Meristeme im Sprossvegetationskegel voneinander zu unterscheiden, wobei sich auf dieser Grundlage auch die Differenzierungsrichtung der einzelnen Gewebe feststellen lässt. Seiner Auffassung nach geht die Tätigkeit des Urmeristems in akropetaler Richtung vor sich. Der weitere Differenzierungsprozess geht von der äusseren, d. i. abaxialen Seite der Blattanlage aus und schreitet dort nach oben zu, in lateraler und adaxialer Richtung fort, während er im Stengel nach innen, der Seite zu und nach unten weitergeht. Die Differenzierung der Rinde und des Leitungssystems geht von der Basis der Blattanlage aus. Die von HEGEDÜS untersuchte Pflanze (*Asarum europaeum*) weist eine  $\frac{1}{2}$ -Blattstellung auf, während *Cotinus* eine  $\frac{3}{8}$ -Stellung besitzt, was den Gang der Untersuchungen beträchtlich erschwert.

Der Vegetationskegel von *Cotinus* wurde sowohl in der Ruheperiode als auch in der Zeit der aktiven Sprossbildung an Hand zahlreicher Quer- und Längsschnitte untersucht. Das frisch gesammelte Material wurde in BOVIN-ALLEN-Lösung fixiert, in Paraffin eingebettet und zum Teil mit Toluidinblau und zum Teil mit Hämatoxylin-Vesuvium gefärbt.

Der Sprossvegetationskegel von *Cotinus* ist im Längsschnitt flach und etwas konvex. Das Urmeristem ragt halbkugelförmig in den Vegetationskegel hinein, wo Corpus und Tunica in jedem Abschnitt der Vegetationsperiode sowie auch in der Ruhezeit gut erkennbar sind. Die Breite des Sprossvegetationskegels schwankt während der Vegetationszeit durchschnittlich zwischen 60—70  $\mu$ . Zur Zeit des kräftigsten Wachstums, im Mai, erreicht er sogar eine Breite von 80  $\mu$ .

Die sich in antiklinalen Wänden teilende Tunica besteht in jedem Entwicklungsstadium, also sowohl in der Vegetations- als auch in der Ruheperiode aus einer einzelligen Schicht. Ihre Zellen haben die Form von flachen Rechtecken. Die oberen mittleren Tunica-Zellen des Sprosses färben sich weniger gut als die seitlichen. In diesen seitlichen Zellen ist auch der Zellkern grösser und die Intensität der Teilung auffallender als im zentralen Teil. In der Höhe der sich stärker färbenden Tunica-Schicht erscheinen schon die ersten Blattanlagen. Die Tunica nimmt nur an der Ausbildung der Epidermis von Stengel und Blatt teil.

Im Zentrum des Sprossvegetationskegels befindet sich unter der Tunica eine Gruppe von Zellen, die den Ausgangspunkt, das Zentrum der Teilung der unterhalb der Tunica gelegenen Gewebe darstellt. Das Ergebnis der ständigen Teilung dieser Zellgruppe ist die Vermehrung einzelner Geweberegionen des Sprossvegetationskegels. In dieser Zellgruppe sind die Zellkerne klein, färben sich im allgemeinen schwach, doch zeigen sich im Grad der Färbung während der Vegetationsperiode dennoch gewisse Unterschiede. Die Intensität ihrer Teilung und das Ausmass ihrer Färbbarkeit erhöht sich allmählich vom Austreiben bis zur Ausbildung des bereits fast seine endgültige Grösse erreichenden Sprosses, um dann stark abzunehmen und am Ende der Vegetationsperiode kaum mehr wahrnehmbar zu sein.

Aus der zentralen Scheitelzellgruppe bilden sich in der Achse des Sprosses die Zellen des markbildenden Teiles des Grundmeristems aus. Zwischen der

Zellschicht der Tunica und diesem Grundmeristem sondert sich eine zweischichtige Zellgruppe ab. Die Zellen dieser zwei Zellschichten teilen sich ein-bis zweimal antiklinal, dann periklinal weiter. Verfolgt man die weitere Differenzierung dieser beiden Schichten, so wird man gut wahrnehmen, dass sich aus der äusseren Schicht die Zellen der Rinde abtrennen. Diese Zellen teilen sich im Laufe der weiteren Entwicklung sowohl anti- als auch periklinal. Die Initiation des Blattes geht von dieser Zellschicht aus. Ihre Zellen färben sich in der Höhe der ersten Blattanlagen noch stark und teilen sich schnell. Ihre Teilungsintensität und gleichzeitig damit ihre Färbbarkeit nehmen in den tieferen Schichten rasch ab.

Als Ergebnis der Teilung der darunter gelegenen Zellschicht entsteht ein Meristemring, in dem längliche, sich nur periklinal teilende Prokambiumzellen zu sehen sind. In den Prokambiumzellen befinden sich sehr grosse, die Zellen fast ganz ausfüllende Zellkerne. Im ganzen Vegetationskegel ist dies jener Teil, der sich am stärksten färbt. Auch die Teilung ist hier am intensivsten, wobei die Prokambiumzellen diese kräftige Teilung auch in den tieferen Schichten beibehalten.

Im obenerwähnten Teil des Grundmeristems geht die Teilung in allen Richtungen vor sich. Die sich abtrennenden Zellen sind gross, sie wachsen sehr rasch, färben sich schwach, bilden bald Vakuolen und wandeln sich sehr früh zu Dauergewebe um.

Vergleicht man den im Ruhezustand befindlichen Sprossvegetationskegel mit dem im aktiven, im Entwicklungszustand befindlichen, so kann zwischen den beiden ein sehr wesentlicher Unterschied festgestellt werden. Im Ruhezustand kann man zwar in der Knospe die zwei Gewebsregionen, nämlich Corpus und Tunica, unterscheiden, doch konnte eine Teilungsrichtung bloss in der Tunica beobachtet werden, im Corpus dagegen nicht. Die Zellen der Tunica sind in der Ruheperiode grösser als in der Vegetationszeit, weisen die gleiche Masse auf und färben sich gleichmässig. Im Corpus erfolgen hingegen keine Teilungen, so dass die Zellen dieser Gewebsregion keinerlei Unterschiede zeigen. Die Form der Corpus-Zellen ist mehr oder weniger gleichförmig, ihr Plasma färbt sich gleich stark, ihre Zellkerne sind kaum erkennbar. Das Corpus erweckt in diesem Zustand den Eindruck einer homogenen Gewebsregion.

Der flache Vegetationskegel des vegetativen Sprosses nimmt grösstenteils an der Blattbildung teil. Die  $\frac{3}{8}$ -Blattstellung lässt sich am Vegetationskegel oft nicht mit Bestimmtheit erkennen, weil die breiten Blattbasen im Laufe ihrer Entwicklung im Vergleich zur Längsachse eine gewisse Drehung ausführen. Auf dem Vegetationskegel folgen die Blattanlagen sehr dicht aufeinander, während die beiden Enden der sich verbreiternden Blattbasen am Stengel hinablaufen.

Das Ziel der Querschnittsuntersuchungen bestand darin, die Ausbildung der Prokambiumbündel und ihre Entwicklungsrichtung im Stengel zu erforschen.

Die Form des Vegetationskegels ist im Querschnitt eben wegen der dichten Blattstellung sehr unterschiedlich, unregelmässig, polygon.

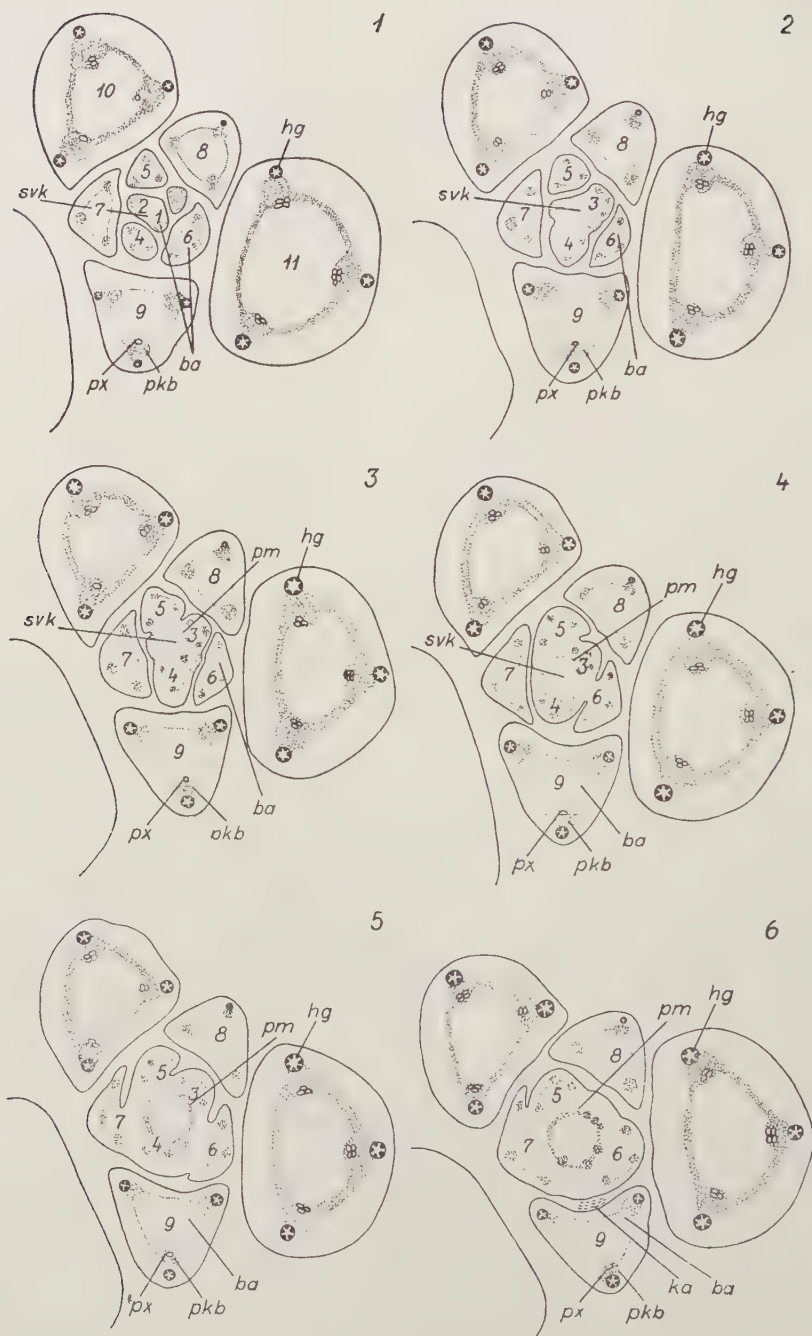
Eine zur Zeit des stärksten Wachstums, im Mai, aus dem Vegetationskegel angefertigte Schnittreihe wird in den Bildern 1—12 der Abb. 1 gezeigt. Die Schnitte sind  $6\ \mu$  dick. In dieser Reihe fehlt nur die Zeichnung des ersten Schnittes, wo bloss der oberste, sich schwach färbende Scheitelteil des Vegetationskegels sichtbar war. In Bild 1 ist am Vegetationskegel lediglich eine eben initiierte und etwas entwickeltere Blattanlage zu erkennen. Der besseren Übersichtlichkeit halber sind in den Bildern die Blätter in der Reihenfolge ihrer Entwicklung numeriert. Das Blatt Nr. 3 besteht in dieser Schicht aus sich gleichförmig teilenden Zellen. In den Blattanlagen Nr. 4, 5, 6, 7, 8 und 9 haben sich bereits Prokambiumbündel ausgebildet, deren Grösse je nach dem Entwicklungsgrad der Blattanlagen verschieden ist. Im Umfangsteil des medianen Prokambiumbündels von Blatt Nr. 8 ist bereits ein Harzgang initiiert, während im medianen Prokambiumbündel des Blattes Nr. 9 ausser dem Harzgang auch schon Tracheiden mit Ring- und Spiralverdickungen erschienen sind.

Der Verlauf der Blattanlagen und zugleich der Prokambiumbündel im Stengel wird in den folgenden Abbildungen veranschaulicht.

In Bild 2, 3 und 4 gehen die Blattanlagen allmählich in den zentralen Teil des Vegetationskegels über. In dem in dieser Höhe angefertigten Schnitt des Blattes Nr. 3 lassen sich bereits die 3 Prokambiumbündel erkennen. In der gleichen Höhe wie der Übergang der Blattanlagen in den zentralen Teil beginnen sich gegen den Umfang zu die Umrisse eines aus wenigen Zellschichten bestehenden Meristemringes abzuzeichnen. Die Zellen des Meristemringes färben sich etwas stärker als die zentrale Zellgruppe, doch nicht so intensiv wie die sich teilenden Blattanlagen und die in diesen ausgebildeten Prokambiumbündel. Dieser Meristemring wächst im weiteren Laufe der Entwicklung, seine Zellschichten vermehren sich, doch bleibt die Intensität seiner Färbung im Vergleich zu jener der Prokambiumbündel immer schwächer. Die Prokambiumbündel sind je nach dem Entwicklungsgrad der Blattanlagen von verschiedener Grösse, aber stets deutlich erkennbar. Ihre Zellen sind eher länglich, ihre Zellkerne und ihr Plasma lassen sich am stärksten färben.

Aus der raschen Zunahme des Umfangs der Prokambiumbündel folgt, dass das Ausmass der Teilungsintensität hier am grössten ist. Ihre Differenzierung setzt in der Blattbasis ein; es entwickelt sich zuerst das mediane, dann die beiden lateralen Bündel.

Die nächsten Bilder zeigen die nun folgenden Entwicklungsstadien. In Bild 6 und 7 haben sich die in der dritten Blattanlage entstandenen Bündel zuerst in den Meristemring des Stengels hinabgezogen, doch anastomisieren sie dort kurz darauf. Es war sehr schwierig, ihren Weg zu verfolgen. Die Bündel der stärker entwickelten Blattanlagen Nr. 4, 5 und 6 sind kräftiger ausgebildet, und auch ihr Verlauf im Achsenteil kann viel leichter verfolgt werden. Gleich-





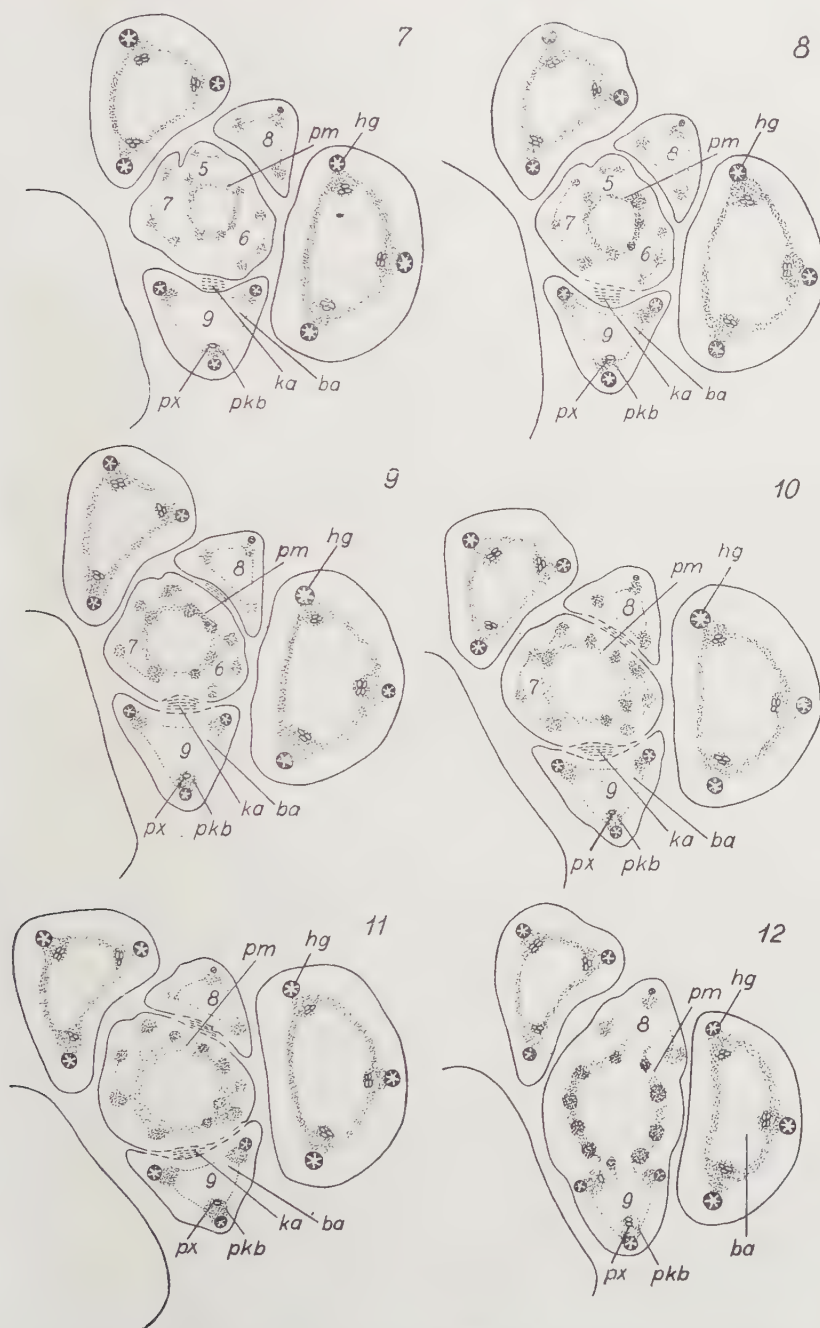


Abb. 1. Schematisches Bild der stufenweisen Ausbildung der Prokambiumbündel im Sprossvegetationskegel (Original.) Verg. 80 $\times$ . svk Sprossvegetationskegel, ba Blattanlage, pkb Prokambiumbündel, px Protoxylem, hg Harzgang, pm primärer Meristemring, ka Knospenanlage

zeitig mit ihrem Vordringen zeichnen sich bereits auch die Umrisse des Meristemringes deutlich ab. In diesem Sprosssteil ist auch die Teilungsrichtung der Zellen des Meristemringes gut erkennbar. Nach aussen zu vermehrt er den Bestand der Rinde, nach innen zu das Markgewebe. Dieses wird teils vom Sprossmeristem akropetal und teils vom Meristemring zentripetal vermehrt. Solange das Grundmeristem das Markgewebe durch langsame Teilung vermehrt, bleibt der Durchmesser des Markes unverändert, nach der Ausbildung des Meristemringes weist jedoch das Markgewebe eine grosse Masse auf.

Die Zahl der Prokambiumbündel nimmt proportional der Zahl der angeschlossenen Blattanlagen im Stengel immer mehr zu, wie dies auch aus Bild 8, 9 und 10 hervorgeht. Ihre Zahl ist aber veränderlich und eher weniger, als aus der Zahl der in den Blattanlagen befindlichen Prokambiumbündel folgen würde, da ein Teil von ihnen während des Vordringens nach unten anastomosiert. An der Basis der Blattanlagen Nr. 8 und 9 ist bereits die Differenzierung von Knospen wahrzunehmen. Die nächsten Entwicklungsstadien sind durch das stetige Wachstum des Meristemringes, durch die stets grössere Ausdehnung der Prokambiumbündel gekennzeichnet. In Bild 11 und 12 kann auch der Anschluss der Blattspurbündel gut beobachtet werden. Die drei Bündel des Blattes verlaufen derart im Stengel nach unten zu, dass sich zwischen dem medianen und den lateralen Bündeln je ein Bündel der Knospenanlage befindet. Aus Bild 12 ist der Verlauf der zwei entwickeltsten Blattanlagen im Stengel ersichtlich. In diesen haben sich bereits Harzgänge und Protoxylemelemente differenziert. Bei Verfolgung ihrer Entwicklung und ihres Verlaufes lässt sich feststellen, dass die Differenzierung der im Meristemring erscheinenden ersten Harzgänge und Protoxylemelemente in der Blattbasis beginnt.

Laut der Literaturangaben sind die Meinungen bezüglich der Entstehung der Stengel- und Blattspurbündel sehr geteilt. Zahlreiche Forscher (45) haben nachgewiesen, dass die Prokambiumbündel als Fortsetzung der älteren Sprossbündel streng akropetal in die Blattanlagen vordringen. Im Gegensatz dazu gibt es nur wenige Forschungsergebnisse, die für eine basipetale Entstehung der Leitungsbündel sprechen. Eine solche Entwicklungsrichtung wird von BALL (45) bei *Lupinus*, von HEGEDÜS (21) bei *Asarum*, bei *Pelargonium*, *Lycium* und *Solanum dulcamara* beschrieben. Die hier geschilderten Untersuchungen bestätigen im Falle von *Cotinus* gleichfalls die basipetale gerichtete Entwicklung der Prokambiumbündel.

Über die Entwicklungsfolge der Leitungselemente in den Prokambiumbündeln konnte im Laufe der Untersuchungen festgestellt werden, dass sich zuallererst die Harzgänge und nach ihnen die Protoxylemelemente differenzieren. In diesem Entwicklungsstadium, d. h. im meristematischen Zustand liessen sich Protophloëmelemente noch kaum erkennen. Da aus der jahreszeitlichen Tätigkeit des Kambiums des älteren Stengels hervorgeht, dass die Entstehung des Phloëms vor derjenigen der Xylemelemente erfolgt, und da sich im Vegetationskegel auch die Harzgänge im peripheren Teil des Bastes ausbilden, darf angenommen werden, dass in der Entwicklungsfolge der Entstehung der Leitungselemente auch hier das Phloëm als erstes erscheint.

Für die Organisation der jungen Sprosse von *Cotinus* unter dem Vegetationskegel ist es charakteristisch, dass sich gesonderte Prokambiumbündel ausbilden, die voneinander durch die sich aus dem Meristemring in zentrifugaler bzw. zentripetaler Richtung abtrennenden primären Markstrahlen geschieden werden. Unter Meristemring wird hier dasselbe verstanden wie unter dem Meristemring nach HELM [24]. HELM betont, dass dieser Gewebsring nur mit einer Spezialmethode, mit speziellen Plasma- und Zellwandfärbungsmethoden nachgewiesen werden kann. In den hier beschriebenen Schnitten konnte jedoch diese Gewebsregion sowohl mit Toluidinblau als auch mit Hämatoxylin-Vesuvin gut gefärbt und erkannt werden.

In diesem Falle darf allerdings der Meristemring keinesfalls mit dem Prokambiumring nach KOSTYTSCHEW [27] identifiziert werden, da — wie ja auch in der Literatur hervorgehoben wird — unter Prokambium ein Gewebe zu verstehen ist, aus dem sich dann im Laufe der weiteren Entwicklung ausschliesslich Leitungsgewebe ausbilden. Aus dem erwähnten Meristemring von *Cotinus* differenzieren sich aber keine Leitelemente, sondern lediglich Parenchym. Seine Zellen lassen sich von den Prokambiumzellen gut unterscheiden, sie sind isodiametrisch und färben sich schlechter als diese. Später nimmt ihre Färbungsintensität ab, doch behalten sie ihren meristematischen Charakter bis zum Ende bei.

Untersucht man den weiteren Gang der Entwicklung, so sieht man, dass sich die Zahl der Bündel im Meristemring sehr rasch erhöht. Ihre Zahl und Grösse sind äusserst veränderlich. Die früher entstandenen Bündel besitzen eine grössere Ausdehnung und sind differenzierter als die dichter eintretenden kleineren und weniger differenzierten Blattspurbündel. Der Meristemring bildet sich stufenweise zu einem Kambium von interfaszikularem Charakter um. Seine dichte tangential Teilung wird von radial gerichteten Teilungen abgelöst, die nach aussen hin den Bestand der Rinde und nach innen den des Markgewebes vermehren. Infolge des Verlaufes der immer dichter eintretenden Blattspurbündel werden zwar die interfaszikularen Teile kleiner, doch verengern sie sich zwischen den benachbarten Bündeln nicht so sehr, als dass man ihre Tätigkeit nicht beobachten könnte. In der Höhe der Blattanlage Nr. 10 und 11 konnte in den primär entstandenen Prokambiumbündeln eine gewisse Differenzierung beobachtet werden. Auf die für das frühe Stadium charakteristische mosaikartige Anordnung folgt eine radial gerichtete Verteilung der Zellen. Es bilden sich Metaphloëm- und Metaxylelemente in grösserer Zahl aus. In dem der Rinde zu gelegenen Teil des Bastes trennen sich grosse, sich stark färbende Zellen mit grossem Plasmagehalt ab, die die Initialen der Harzgänge darstellen. Diese bilden die Gänge in schizogener Weise, indem sie sich zuerst radial und danach zweimal tangential teilen. Die entstandenen Epithelzellen sind gross, färben sich gut, teilen sich auf die Gänge bezogen in radialer Richtung und erweitern stark die grossen Harzgänge. Ihre Teilung



geht solange derart intensiv vor sich, bis sich die Zellen des Markes und der primären Rinde zu einem Dauergewebe umgewandelt haben. Ihre Teilung wird wahrscheinlich durch den Druck hervorgerufen, der infolge der plötzlichen und in den Dimensionen starken Vermehrung des Markes auftritt.

Die Ausbildung der Protophloëmelemente ist äusserst schwer zu verfolgen. Die Phloëmelemente weisen ein verhältnismässig grosses Lumen auf und entstehen im Anfang stets in grösserer Zahl als die Holzelemente. Die Protoxylemelemente sind dagegen durch ein enges Lumen sowie durch Spiral- und Ringverdickungen ausgezeichnet, ihre Zahl beträgt 2 oder 3.

In der Höhe des 12. oder 13. Blattes befinden sich die Bündel, die bereits von kleineren interfaszikularen Gewebeteilen unterbrochen sind, überaus dicht nebeneinander. In diesem Stadium setzt die allmähliche zentripetale Stabilisation der Rindenzellen und die in zentrifugaler Richtung erfolgende der Markzellen ein. Die Metaxylem- und die Metaphloëmelemente differenzieren sich weiter, wobei zwischen ihnen als Überrest des Prokambiums das typische, rechteckige faszikulare Kambium entsteht, das am Anfang in grosser Zahl weiltumige Gefässe sowie nur wenig Holzparenchym bildet. Auch die interfaszikularen Kambiumzellen nehmen in einem etwas späteren Stadium allmählich die Gestalt von Rechtecken an und bilden, indem sie sich an das faszikulare Kambium anschliessen, den zusammenhängenden Kambiumring. Der Kambiumring ist in einheitlicher Weise tätig, da er sowohl in den faszikularen als auch in den interfaszikularen Teilen eine grosse Menge von Holzfasern bildet, die nur wenig Gefässe enthalten. Während im Anfangsstadium der Entwicklung die Vermehrung der Bastelemente vorwog, wird nach der Entstehung des Kambiumringes die Bildung der Elemente des Holzteils intensiver. Die Gefässgruppen werden von einer geringen Zahl von Holzparenchym begleitet. Die Markstrahlen sind schmal, bloss ein bis zwei Zellreihen breit.

Auch die zeitliche Gewebeentwicklung des Sprosses, sein periodischer Wachstumsprozess vom Vorfrühling bis zum Spätherbst wurde mit Aufmerksamkeit verfolgt. Diese Untersuchungen bezweckten die Sammlung von Angaben über die Art und Weise, in der das Ausmass des Wachstums die später zu behandelnde Bildung der sprossbürtigen Wurzeln beeinflusst.

Im Ruhezustand findet sich in den Knospen jeder Übergangstyp, von den unentwickelten Blattanlagen bis zu den schon gut differenzierten Blättern. Die Knospen sind von klebrigen Knospenschuppen bedeckt, die wiederum von Harzgängen durchzogen sind. Aus dem medianen Längsschnitt geht hervor, dass die Leitungsgewebe der Knospenschuppen und der entwickelteren Blätter mit den Leitungsgeweben des vorjährigen Sprosses im Zusammenhang stehen. Die sich aus den schwächer entwickelten Blattanlagen im Bogen nach unten neigenden Prokambiumbündel haben sich noch nicht an die Leitelemente der unteren Teile angeschlossen. Im untersten Teil der Knospe hat sich bereits ein zusammenhängender Kambiumring im Laufe der vorjährigen Vegetationsperiode gebildet. Ausser der Ausbildung der primären Elemente konnte auch schon die einer grösseren Zahl von sekundären Elementen beobachtet werden. Der in dieser Höhe gelegene Teil bildet die Übergangszone zwischen dem diesjährigen und dem vorjährigen Spross. Seine weitere Ausbildung geht auf die bereits bekannte Weise vor sich, deshalb soll von dieser Zone im weiteren nicht mehr die Rede sein. Sowohl in der Knospe als auch im weiteren Laufe der Entwicklung des Sprosses könnte man noch eine lange Reihe von Übergangsstadien be-



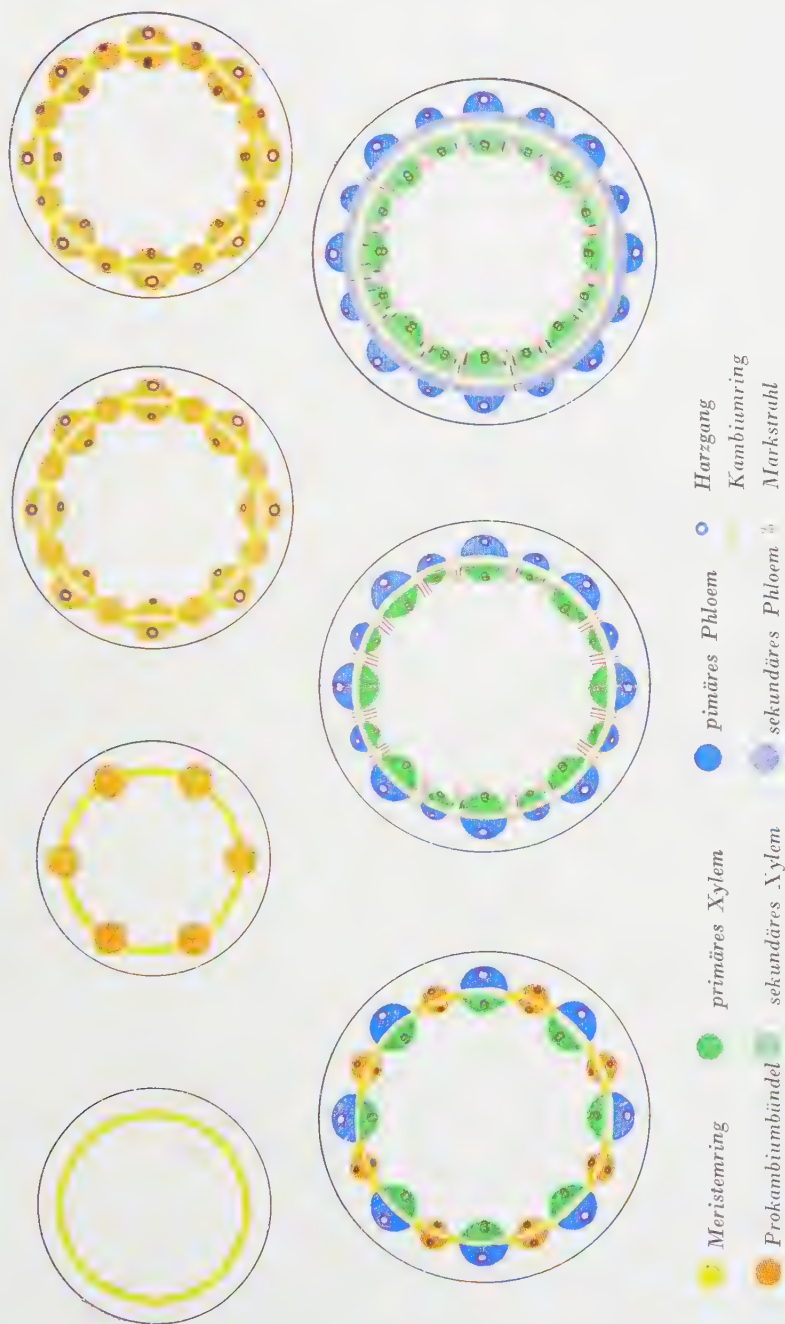


Abb. 2. Meristemring, Prokambiumbündel, primäres Phloem, sekundäres Phloem, primäres Xylem, sekundäres Xylem, Harzgang, Kambiumring, Markstrahl



schreiben, doch bildete nicht dies das Ziel der Untersuchung der Entwicklungsperioden, sondern die Charakterisierung der hauptsächlichen Entwicklungsstadien.

Ende Februar zeigen sich noch keine äusseren Anzeichen des Wachstums. In dem als homogen erscheinenden Sprossvegetationskegel beginnen sich jedoch die Richtungen der Zellteilung abzuzeichnen. Eine stärkere Teilung konnte in der Höhe der bereits differenzierten Blätter beobachtet werden, dort wo sich der Kambiumring im vorigen Jahr ausgebildet hatte. Als Ergebnis der vorderhand noch spärlichen Zellteilungen bildet sich eine geringe Anzahl von Phloëelementen.

Anfang März lässt sich die Entstehung der Knospenschuppen bloss mit dem Mikroskop feststellen. Im Sprossvegetationskegel kommt erst selten Teilung vor. Das vorjährige Kambium der Sprossanlage hat im unteren Teil der Knospe ausser den Phloëelementen noch einige mit Hoftüpfeln verdickte Tracheiden entwickelt.

Mitte März ist die langsame Differenzierung der Knospenschuppen auch schon mit dem blossen Auge zu erkennen. Im Sprossvegetationskegel färben sich die einzelnen Gewebsregionen in unterschiedlicher Weise und die Teilungsrichtungen sind bereits deutlich sichtbar. Im unteren Teil der Knospe vermehrt das vorjährige Kambium noch immer nur die Phloëelemente und bildet lediglich einige wenige weiltumigere Gefässe aus.

Anfang April weisen die Sprosse bereits eine Grösse von 8 bis 10 mm auf. Im Sprossvegetationskegel geht die Teilung erst langsam vor sich. Der Spross wird durch ein geringeres apikales und ein stärkeres basales Wachstum gekennzeichnet. Im meristematischen Teil nimmt die Zahl der Prokambiumbündel stetig zu. In einigen stärker entwickelten Bündeln differenzieren sich Protoxylemente mit Ring- und Spiralverdickungen, gegen die Rinde zu Harzgänge. Im unteren Teil trennen sich die Blätter in Stiel und Spreite, und unter der Achsel der so entwickelten Blätter setzt schon die Differenzierung der Knospe ein.

Mitte April ist der Spross auf 10 bis 15 mm angewachsen. Die Teilung des Sprossvegetationskegels ist überaus intensiv. Im oberen Teil bilden sich nach den primär entstandenen Prokambiumbündeln in grosser Zahl auch sekundäre Bündel aus. Die Prokambiumelemente dehnen sich bald in die Länge, was ihre rasche Teilung beweist. Die Entstehung der primären Holzelemente nimmt zu. Die Epithelzellen der Harzgänge teilen sich in gesteigertem Ausmass, so dass Gänge mit sehr grossen Innenräumen entstehen. Im mittleren Teil des Sprosses setzt die Bildung der noch Plasma enthaltenden Holzteile ein. Im unteren Teil des Sprosses lässt sich ausser den plasmahaltigen Holzelementen schon die Abtrennung von Holzfasern beobachten. Das Markgewebe, das sich von sämtlichen Geweben am schnellsten stabilisiert und abstirbt, besteht in diesem Teil noch aus lebenden Zellen, die im starken Wachstum begriffen sind.

Ende April erreicht die Länge des Sprosses 20, manchmal sogar 30 mm. Im unteren Teil des Sprosses ist das Wachstum derart kräftig, dass die unteren entwickelten Blätter über die Höhe des Vegetationskegels hinauswachsen und sich rosettenartig um den Vegetationspunkt anordnen.

Anfang Mai sind die Sprosse schon 40 bis 50 mm gross. Dieses Entwicklungsstadium ist durch die starke Ausdehnung der sich im oberen Sprosstheil befindlichen Internodien gekennzeichnet. Im oberen Sprossdrittel dehnen sich die Elemente mit Spiral- und Ringverdickungen stark in die Länge und es bilden sich auch die ersten weiltumigen Gefässe aus. Im mittleren Sprossdrittel trennt sich eine grössere Menge von sekundären Xylem- und Phloëelementen ab. Das Markgewebe wandelt sich zu Dauergewebe um, einige seiner Zellen enthalten schon Gerbsäure. In ähnlicher Weise wandeln sich auch die Rindenzellen um, doch enthalten sie zu diesem Zeitpunkt noch keine Gerbsäure. Im unteren Sprosstheil ist das Plasma des Markgewebes bereits absorbiert, und es sind in grösserer Zahl gerbsäurehaltige Zellen entstanden. Die sekundäre Verdickung setzt sich weiter fort, wobei mit Hoftüpfeln verdickte Gefässe zwischen den sich in grosser Zahl abtrennenden Holzfasern entstehen. Die Bildung von Phloëelementen nimmt dagegen ab. Die Harzgänge erweitern sich in diesem Sprosstheil in lysigener Weise weiter.

Ende Mai ist das Längenwachstum der 50 bis 80 mm grossen Sprosse noch immer ziemlich intensiv. Die Zahl der sich um den Vegetationspunkt entfaltenden Blätter nimmt allerdings ständig ab. Auch in der Höhe der obersten Blätter ist die Differenzierung der Knospen unvermindert kräftig. Im mittleren Drittel bilden sich Gefässe von grossem Lumen und in geringerer Anzahl auch Fasern. Die aus dem Prokambium entstandenen Harzgänge erweitern sich bereits in lysigener Weise. An den Zellwänden der primären Rinde zeigt sich die charakteristische Verdickung des lamellaren Kollenchyms. Einzelne Zellen dieser Gewebsregion wandeln sich zu Steinzellen um und ihre innersten Zellschichten enthalten bereits reichlich Gerbsäure. Im unteren Teil bildet sich auch das subepidermale Parakambium aus.

Anfang Juni haben die Sprosse eine Länge von 80 bis 100 mm erreicht. Das Längenwachstum ist nahezu abgeschlossen. Meristematische Elemente finden sich fast nur noch unmittelbar unterhalb des Sprossvegetationskegels. In der ganzen Länge des Sprosses setzt die Abtrennung der sekundären Elemente ein.

Mitte Juni beginnt die Differenzierung der Terminalen Knospe des Sprosses. Im mittleren und unteren Teil trennen sich in grosser Zahl dickwandigere Holzfasern ab. Die Zellen der Markkronen verdicken sich beträchtlich und sondern sich gut vom benachbarten Gewebe ab. Auch die stärkere Entwicklung des Korkgewebes und die Entstehung der Lentizellen fällt in diese Zeitspanne.

Ende Juni ist das Längenwachstum der Sprosse abgeschlossen. Die weitere Entwicklung wird durch die Ausbildung der terminalen und lateralen Knospen gekennzeichnet.

Anfang Juli lässt sich die Absonderung der Endodermis gut beobachten. Ihre Zellen sind länglich. Der aus mehreren Zellreihen bestehende Perizyklus, der sich im Anfangsstadium der Entwicklung kaum vom Bast unterscheiden lässt, entwickelt sich im Laufe des Sommers zu einem aus dickwandigen Zellen bestehenden Ring.

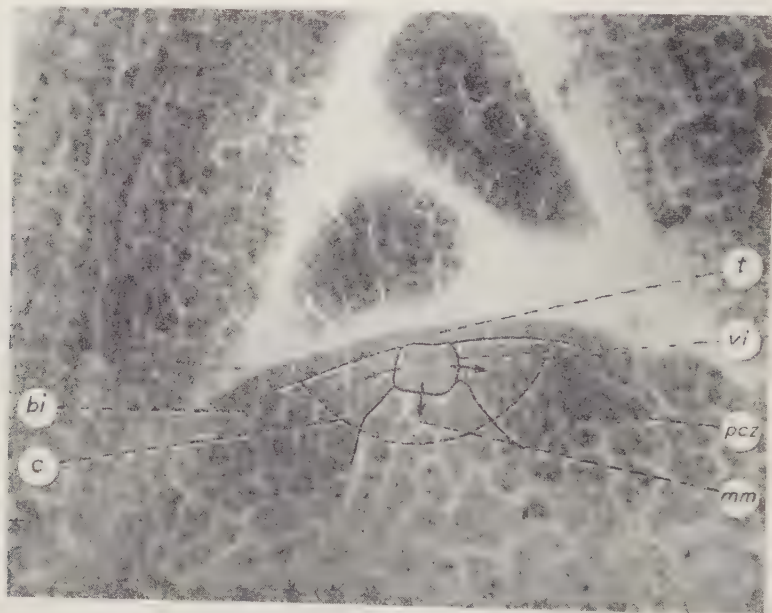


Abb. 3. Längsschnitt des Vegetationskegels während der Vegetationsperiode (Original). Vergr. 340 $\times$ . t Tunica, zi zentrale Initialen, pkz Prokambiumzellen, mm Markmeristem, bi Blattinitialen, c Corpus

Die weitere Entwicklung ist durch die gleichmässige, aber sehr langsame Vermehrung des Gewebes charakterisiert. Die äusserst langsame Tätigkeit des Kambiums konnte allerdings selbst nach der Herbstfärbung des Laubes und dem Abfall der Blätter bis Ende Oktober, Anfang November beobachtet werden. Die Zellen der primären Rinde vermehren im höheren Alter ihren Gerbsäuregehalt. Obwohl diese Zellen laut der Untersuchungsergebnisse auch im jüngeren Alter Gerbsäure enthalten, ist die Erhöhung des Gerbsäuregehaltes nach Beendigung des Längenwachstums sehr beträchtlich und nimmt bis zur Herbstfärbung des Laubes ständig zu. In den Markzellen bilden sich im frühen Alter gleichfalls die gerbsäurehaltigen Zellen und manchmal sogar Schläuche aus. Ihr Gerbsäuregehalt ist aber nicht mehr so beträchtlich wie jener der primären



Rinde. Im zweiten und im dritten Jahr werden die Gerbstoffe bereits von den Zellwänden absorbiert und geben zusammen mit anderen Farbstoffen die charakteristische bräunlichgelbe Farbe des Markes.

### Untersuchung der Wurzelbildung des plagiotropen Sprosses

Nach der Erörterung der Gewebeentwicklung des plagiotropen Sprosses sei nunmehr auf die Schilderung der Wurzelbildung dieses Sprosses übergegangen.

Die sich zur Erde neigenden Zweige von *Cotinus* sind im dreijährigen Alter in der Regel bereits mit Laub und Humus bedeckt, so dass sie nach einer gewissen Zeit Wurzel fassen. *Cotinus* entwickelt ein für die Xerophyten charakteristisches, sehr spärliches, sich kaum verzweigendes Wurzelsystem, das sich nach baldiger Verholzung und Verkorkung seiner Zellen früh zu Dauergewebe umwandelt. Die Gewebe des älteren Stengels bilden sich in folgender Weise.

Die Sprosse werden im Alter von 3 bis 4 Jahren von einem dichten Korkgewebe, das zusammengedrückte Zellwände aufweist, zur Gänze bedeckt. Zwischen der Entstehung der sich nacheinander allmählich bildenden einzelnen Phellogen verstreichen 2 bis 3 Jahre. Für das langsame Wachstum ist hierbei charakteristisch, dass die Zellen der verhältnismässig wenig, 8 bis 10 Zellreihen enthaltenden primären Rinde selbst im Alter von 8 bis 10 Jahren nicht zur Korkbildung aufgebraucht werden. Auf die dickwandige, lamellare Kollenchym enthaltende Hypodermis folgt ein Rindenparenchym, das sich durch einen Reichtum an Gerbsäure enthaltenden Zellen und Schläuchen und durch wenige Zellreihen auszeichnet. In der primären Rinde bilden sich mit zunehmendem Alter immer mehr Steinzellen. Die Endodermis lässt sich in den älteren Stengelteilen nicht so deutlich unterscheiden wie im einjährigen Spross und kann eher nur in den im Ruhezustand befindlichen Sprossen auf Grund ihres grossen Stärkegehaltes erkannt werden. Der aus mehreren Zellreihen bestehende Perizyklus wird von dickwandigen, aber lebenden Zellen gebildet. In seinen der Rinde zu gelegenen Zellreihen sind jedoch im älteren Stengel kleinere Fasergruppen zu beobachten, für deren Ursprung keine Erklärung gefunden wurde. Sowohl der Perizyklus als auch die vom Transport der Nährstoffe bereits ausgeschlossenen älteren Bastelemente speichern im Laufe des Winters Stärke auf. Das Phloëm besteht lediglich aus Weichbastelementen. Seine Zellwände sind im Vergleich zu den allgemeinen Massen der Bastelemente ungewöhnlich dick und werden auch im Laufe der Jahre nicht zusammengedrückt. Die an der Grenze zwischen Bast und Perizyklus entstandenen primären Harzgänge sind etwas abgeplattet, ihre Epithelzellen sind von einem Kranz von zwei oder drei Zellreihen bildenden, dickwandigen, Plasma enthaltenden lebenden Zellen umgeben. Die Gänge sind sehr lang, manchmal erreichen sie sogar 7 bis 10 mm. Die im Bast sekundär entstandenen Harzgänge

sind kambialen Ursprungs und erweitern sich sofort in lysigener Weise. Ihre Grösse erreicht weder im Längs- noch im Querschnitt die der primären Gänge. Im Bast kommt es zu keiner Verbreiterung der primären Markstrahlen.

In den plagiotropen Sprossen vermehrt das Kambium den gegen den Boden zu gelegenen Teil des Stengels immer stärker als den oberen Teil. Infolgedessen sind auch seine Jahresringe stets exzentrisch.

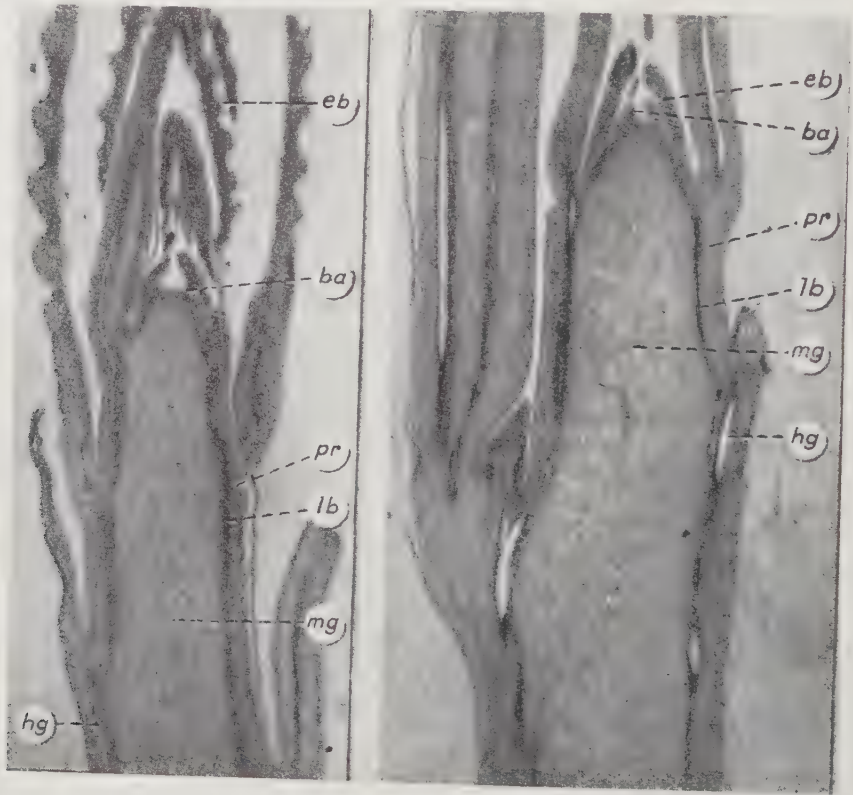


Abb. 4. Längsschnitt des vegetativen Sprosses Anfang Mai (Original). Vergr. 70  
Abb. 5. Längsschnitt des vegetativen Sprosses Ende Mai (Original). Vergr. 70  
pr primäre Rinde, lb Leitbündel, mg Markgewebe, hg Harzgänge, ba Blattanlagen, eb in Entwicklung befindliche Blätter

Über die spätere Gestaltung des Holzteils ist es von Interesse zu bemerken, dass in dessen Geweben infolge der veränderten Verhältnisse eine weitgehende Umwandlung vor sich geht. In den bereits seit 5 bis 8 Jahren mit Boden bedeckten Zweigen sondert sich die Jahresringgrenze kaum ab. Das Kambium entwickelt nämlich im Gegensatz zu den sich über der Erde entwickelnden Sprossen in den in der Erde befindlichen Teilen im Laufe der Vegetationsperiode gleichmässig eine grosse Zahl von weitleumigen Gefässen. Das die Gefässe umgebende

Holzparenchym entwickelt sich in grösserer Menge. Der Durchmesser der Poren weist bei den Frühjahrs- und Herbstgefässen kaum einen Unterschied auf. In

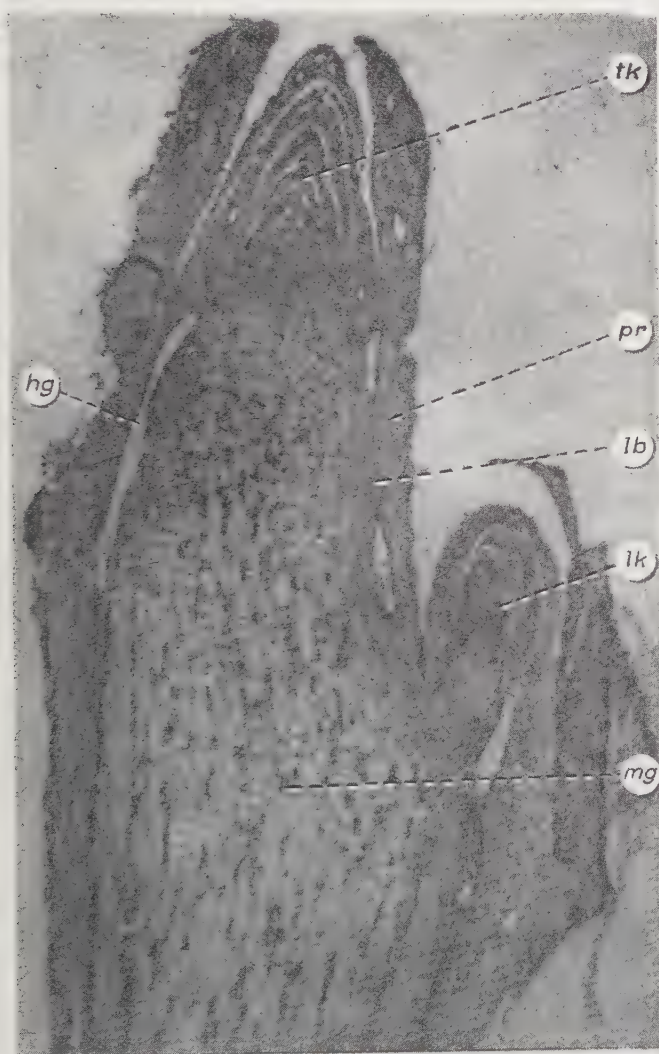


Abb. 6. Längsschnitt des vegetativen Sprosses Ende Juni (Original). Vergr. 70 $\times$ . pr primäre Rinde, lb Leitbündel, mg Markgewebe, hg Harzgänge, tk terminale Knospe, lk laterale Knospe

den Markstrahlen konnte keinerlei Veränderung beobachtet werden. Die Markkrone und das Markgewebe weichen in ihrer Entwicklung von dem früher erwähnten Entwicklungsgang nicht ab.



Die Untersuchungen über den plagiotropen Spross wurden auf folgende Fragen ausgedehnt: 1. In welchem Alter vermag der Spross teil überhaupt Wurzel zu fassen? 2. Wie lang dauert die Wurzelbildung? 3. Wo setzt die Wurzelbildung ein? 4. Was ist der Grund, dass man diese Zweigteile nicht als einfache Sprossteklinge verwenden kann, obwohl sie an der Mutterpflanze selber imstande sind, Wurzeln zu treiben?

Um eine Antwort auf diese Fragen zu erhalten, wurden mit Wurzeln versehene, holzige Teile verschiedenen Alters untersucht. Hierbei konnte fest-

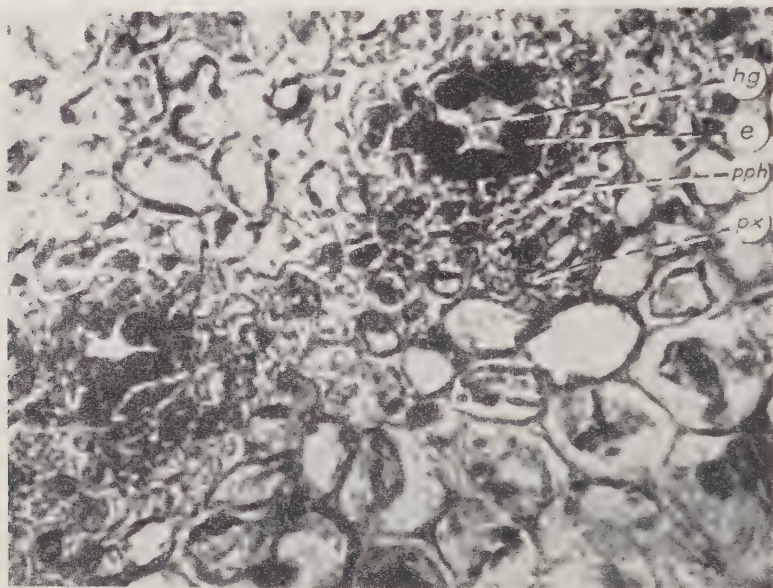


Abb. 7. Ausbildung der Harzgänge (Original). Vergr. 270  $\times$ . hg Harzgang, e Epithelzellen, pph primäres Phloëm, px primäres Xylem

gestellt werden, dass sich die Wurzeln immer um die Knospen ausbilden. Sowohl an den jüngeren, 3–4 Jahre alten Teilen als auch an den älteren, 8–10 jährigen Zweigen entwickelten sich frische, neue Wurzeln. Eingehendere mikroskopische Untersuchungen ergaben indessen, dass die Art und die Verhältnisse der Wurzelbildung an den älteren Sprossen andere waren als an den jüngeren. An den jungen Zweigen bricht die erste Wurzel immer unterhalb der Knospe, in der Mitte der Blattnarbe, oberhalb der medianen Ader hervor. Die erste Voraussetzung für die Wurzelbildung ist also, dass am Spross die ruhende Knospe vorhanden sein muss. Da sich die plagiotropen Sprosse nur sehr spärlich verzweigen, setzt gewöhnlich bloss die terminale Knospe das Wachstum fort, so dass sich am Zweige viele ruhende Knospen befinden. Im grossen untersuchten Material kam es in keinem einzigen Falle vor, dass sich die sprossbürtige Wurzel nicht unter-



halb einer Knospe ausgebildet hätte. Um die einmal Wurzel geschlagenen Teile herum schwillt der Spross infolge der besseren Versorgung mit Nährstoffen an, und es entstehen an ihm kleinere Knoten. Aus diesem verdickten Teil können dann nicht nur unmittelbar unterhalb der Knospe, sondern auch rings um sie herum mehrere Wurzeln ausschlagen. An älteren Zweigen können also Wurzeln nur aus diesen Knoten entstehen. Trotz der Tatsache, dass sich an diesen Knoten neue frische Wurzeln auch um die Knospe herum ausbilden können, ist nur die aus der Mitte der Blattnarbe vordringende Wurzel als primär anzu-

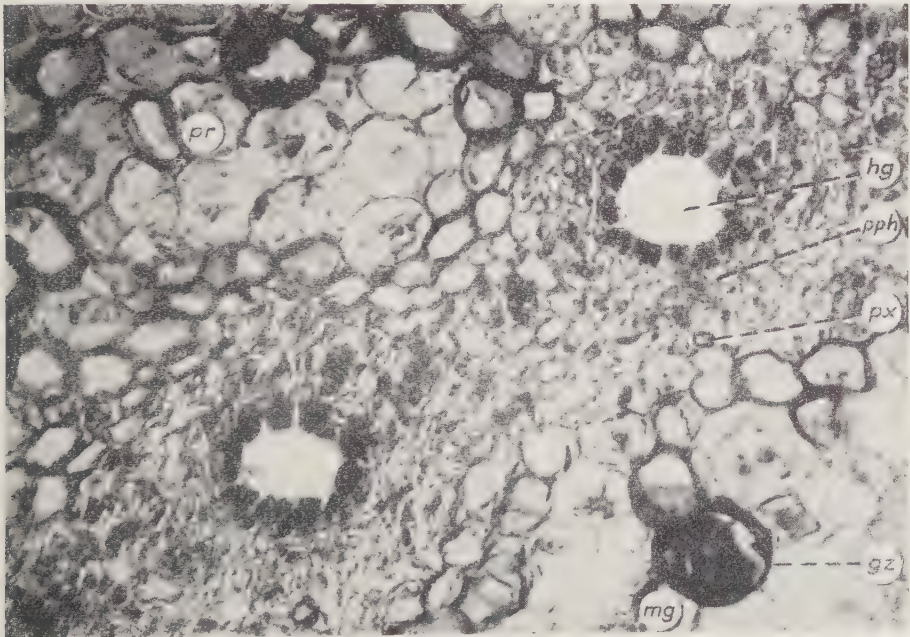


Abb. 3. Harzgänge in einem späteren Entwicklungsstadium (Original). Vergr. 270 · . hg Harzgang, pph primäres Phloëm, px primäres Xylem, mg Markgewebe, gz gerbsäurehaltige Zellen, pr primäre Rinde

sehen, da sich die übrigen, später entstehenden Wurzeln ausschliesslich infolge des vorigen Prozesses zu entwickeln vermögen.

Nach der äusseren makroskopischen Bestimmung der Stelle der Wurzelbildung wurde die Arbeit mit der Untersuchung der inneren jungen Struktur dieser Teile fortgesetzt.

Schon bei der Untersuchung der Gewebeentwicklung des jungen Sprosses wurde festgestellt, dass von den Leitungsgeweben des Stengels 3 Bündel in den Blattstiel verlaufen. Die die lateralen Adern bildenden Bündel treten aber nicht unmittelbar neben der medianen Ader aus, sondern die Bündel der Leitungsgewebe der Knospe liegen — wie bereits früher erwähnt — zwischen den Bündeln

des Blattes und verlaufen parallel zu diesen in den tieferen Teil des Stengels. In der Eintrittsrichtung der Bündel bricht der holzige Teil auf, wodurch die Ausbildung eines ausgedehnten Parenchymgewebes ermöglicht wird, u. zw. hauptsächlich am Austritt der medianen Ader. Hier konnte die Entstehung eines breiten, aus 8 bis 10 Zellreihen bestehenden, stärkereichen, ziemlich dickwandigen, mit Tüpfeln verdickten Parenchyms beobachtet werden. In

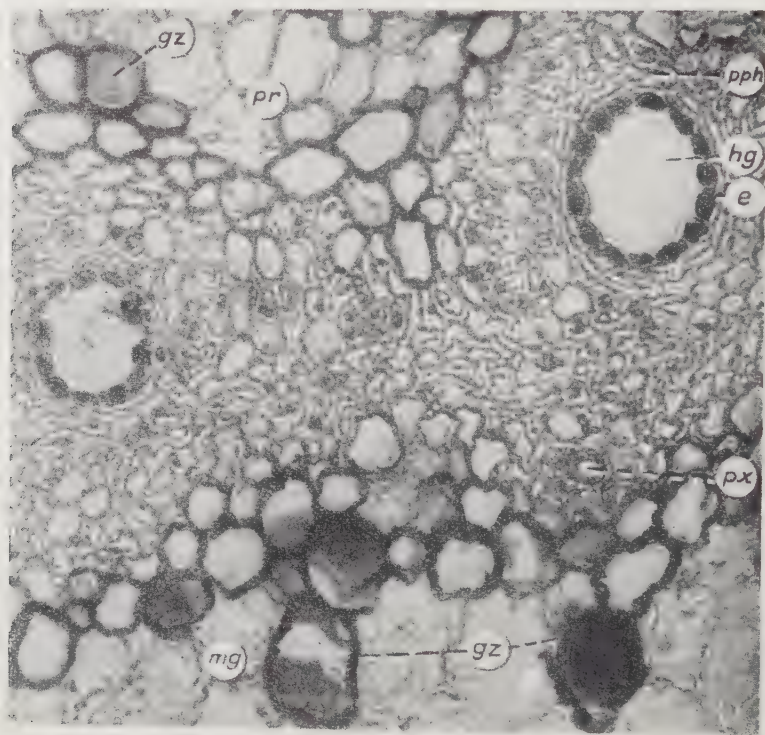


Abb. 9. Harzgang in einem höher entwickelten Zustand (Original). Vergr. 270 . hg Harzgang, e Epithelzelle, pph primäres Phloem, px primäres Xylem, gz gerbsäurehaltige Zellen, mg Markgewebe, pr primäre Rinde

dieser Weise findet die Ausbildung der Gewebe des Sprosses am einjährigen Teil dort statt, wo später die Wurzelbildung beginnt.

Danach wurde untersucht, wie sich im weiteren in den mehrere Jahre alten Teilen das beim Austritt des Blattspurbündels und bei der Bildung der Knospe entstandene Parenchymgewebe an jenen Sprossen gestaltet, wo die Knospe aus irgendeiner Ursache zugrunde gegangen war, aber auch dort, wo die Knospe erhalten blieb.

Im Laufe der in Angriff genommenen Versuche wurden noch im Frühjahr 1953 die Knospen von verschiedenen alten plagiotropen Sprossen entfernt und



die Zweige so in die Erde gesteckt, wo sie zwei Vegetationsperioden hindurch verblieben. Die im Herbst 1954 untersuchten Sprosse bewiesen, dass an den Stellen der entfernten Knospen keinerlei Wurzelbildung zustande gekommen war. Die histologische Untersuchung dieser Teile zeigte sodann, dass sich das keilförmige Parenchym allmählich verdünnt hatte. Das Kambium hatte also das Parenchym nicht weiter vermehrt, sondern in diesem Abschnitt Holzfaseren und Leitelemente hervorgebracht.

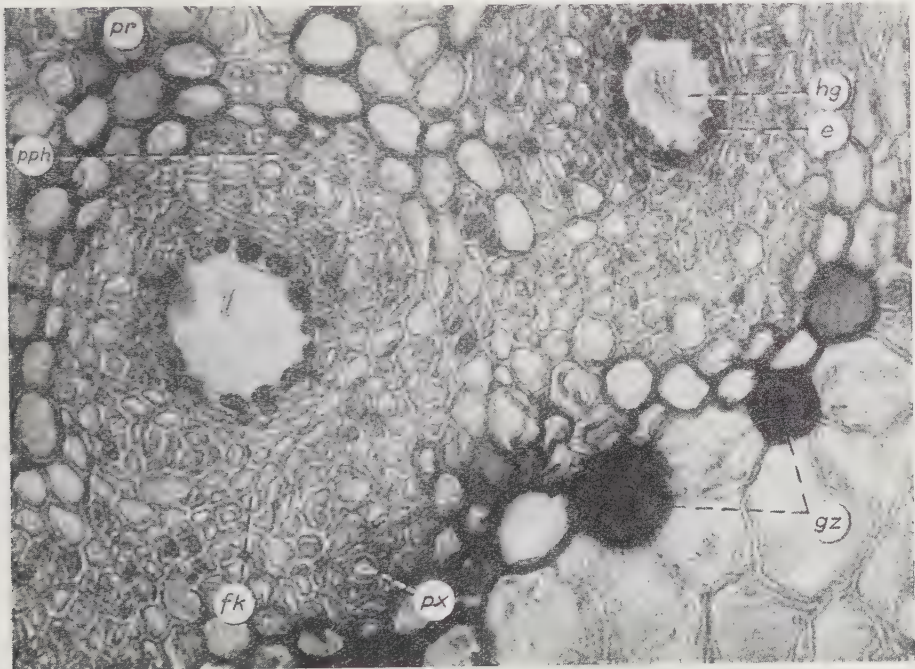


Abb. 10. Bündel mit ausgebildetem faszikularem Kambium (Original). Vergr.  $270\times$ . px primäres Xylem, fk faszikulares Kambium, pph primäres Phloëm, hg Harzgang, e Epithelzellen, pr primäre Rinde, gz gerbsäurehaltige Zellen

Anders gestaltet sich die Lage, wenn die Knospe an den plagiotropen Sprossen erhalten bleibt. In diesem Falle vermehrt sich das den Holzteil unterbrechende Parenchym von Jahr zu Jahr, wird breiter und erreicht häufig eine Breite von 30 bis 40 Zellreihen. Um festzustellen, ob sich diese Gewebsteile nur an den auf der Erde liegenden Sprossen in dieser Weise entwickeln, wurden sie mit den ähnlichen Teilen der orthotropen Sprosse verglichen. In den orthotropen Sprossen entsteht im Falle des Vorhandenseins von Knospen beim Austritt der medianen Ader ebenfalls das erwähnte Parenchym, doch wird es selbst nach mehreren Jahren nicht breiter als 8 bis 10 Zellreihen. Um zu erforschen, in welchem Ausmass sich diese Gewebsregion formen lässt, wurden im Laufe der

Jahre 1953 und 1954 versuchsweise orthotrope Sprosse verschiedenen Alters in den Boden gesetzt und eine Vegetationsperiode hindurch dort belassen. Als

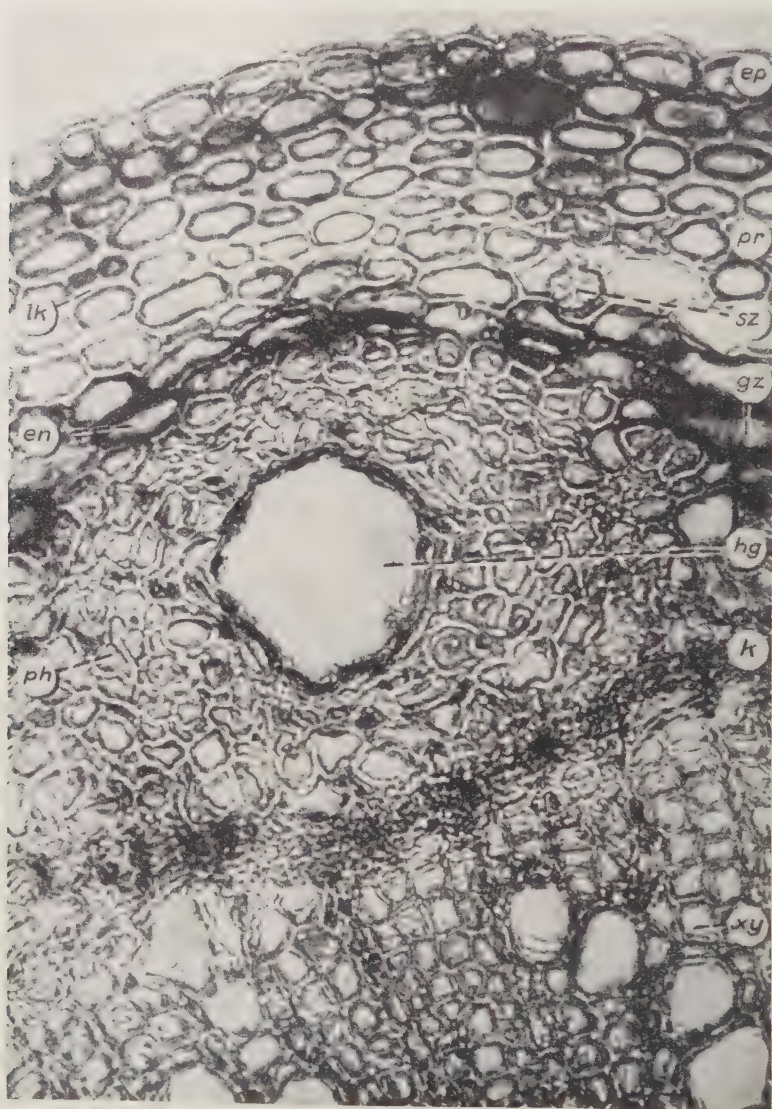


Abb. 11. Lysigener Harzgang (Original). Verg. 270  $\times$ . ep Epidermis, pr primäre Rinde, lk lamellares Kollenchym, sz Steinzellen, en Endodermis, gz gerbsäurehaltige Zellen, hg Harzgang, ph Phloëm, k Kambium, xy Xylem

Ergebnis dieser Versuche konnte in der Gewebestruktur festgestellt werden, dass an den älteren, 6- bis 8jährigen Zweigen die Gewebsvermehrung des Parenchyms nur unbedeutend ist. An den jungen, 3- bis 4jährigen Zweigen nahm



hingegen die Vermehrung des Parenchyms ein bedeutendes Ausmass an. An den im Vorfrühling gesetzten Teilen erschienen bereits im Herbst die ersten Wurzeln. Die Verbreiterung des Parenchyms war sehr auffallend, indem sich der bisher schmale, keilförmige Gewebeteil in einem plötzlichen Bogen beträchtlich verbreiterte.

Mit diesem Versuche gelang es, Licht auf mehrere bislang ungelöste Fragen zu werfen. Vor der Wurzelbildung hat unbedingt die Entstehung dieses die

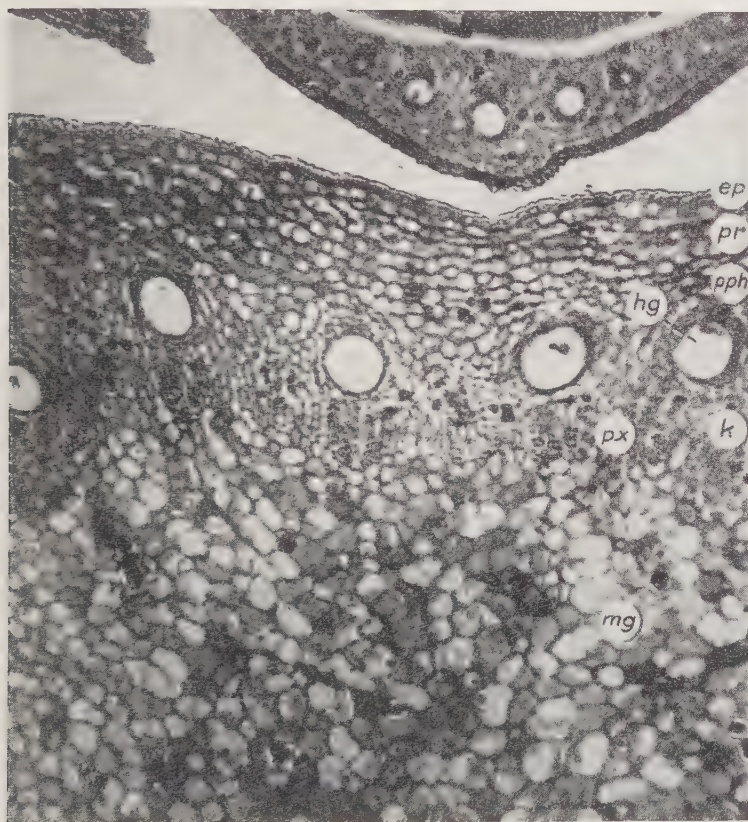


Abb. 12. Teil eines jungen Sprosses (Original). Vergr. 144  $\times$ . ep Epidermis, pr primäre Rinde, pph primäres Phloëm, k Kambium, hg Harzgang, mg Markgewebe, px primäres Xylem, eh in Entwicklung befindliche Holzelemente (Xylem)

Nährstoffe speichernden Gewebeteiles zu erfolgen. In den plagiotropen Sprossen kann sich dieser Gewebeteil bei günstigeren Voraussetzungen allmählich schon vom 3. oder 4. Jahre an entwickeln. Der den Holzteil unterbrechende parenchymatische Gewebeteil vermehrt sich von Jahr zu Jahr. Das Ausmass seiner Entstehung hängt den gemachten Beobachtungen zufolge auch noch von der Entwicklungsstufe der Knospe ab. Im unteren Teil des Sprosses, wo die Knospen kleiner

sind, ist die Entstehung des Parenchyms und zugleich die Wurzelbildungsfähigkeit geringer als in dem Sprossteil, wo die Knospen stärker entwickelt sind. In den jüngeren Sprossen sind die Parenchymzellen in radialen Reihen angeordnet, wobei der einheitliche Gewebeteil nur hier und dort von einzelnen Tracheiden oder von einigen aus wenigen Zellen bestehenden Gruppen von Holzfasern unterbrochen wird.



Abb. 13. Differenzierung des primären Xylems (Original). Vergr. 270  $\times$ . hg Harzgang, k Kambium, px Protoxylem, mg Markgewebe, mx Metaxylem

Die Beobachtung der weiteren Entwicklung des Parenchyms an den Wurzelansatzstellen ergab, dass es sich hier noch stärker entwickelt. Der bisher in radialen Reihen angeordnete Gewebeteil wird von einem völlig ungeordneten parenchymatischen Gewebe abgelöst, das aus Zellen von unregelmässiger Form und von verschiedener Grösse besteht. Aus diesem verdickten Teil können überall sprossbürtige Wurzeln hervorbrechen.

Es war äusserst schwierig, den Ausgangspunkt der Wurzelbildung festzustellen. Die Beobachtung wurde nämlich durch den Umstand erschwert, dass es einerseits nicht leicht war, aus den holzigen Teilen Schnittreihen herzustellen und andererseits den Zeitpunkt zu treffen, in dem sich die Wurzelbildung im



Anfangsstadium der Entstehung befindet. Jeder einzelne Zeitpunkt hält nur eine gewisse Entwicklungsstufe fest, so dass die einzelnen Phasen der Wurzelentwicklung aus den Abschnitten der verschiedenen Entwicklungsstufen zusammengestellt werden müssen. Der Entwicklungsgang konnte somit auch nicht in seiner Ganzheit geklärt werden, doch ist die Stelle der Wurzelbildung gut erkennbar.

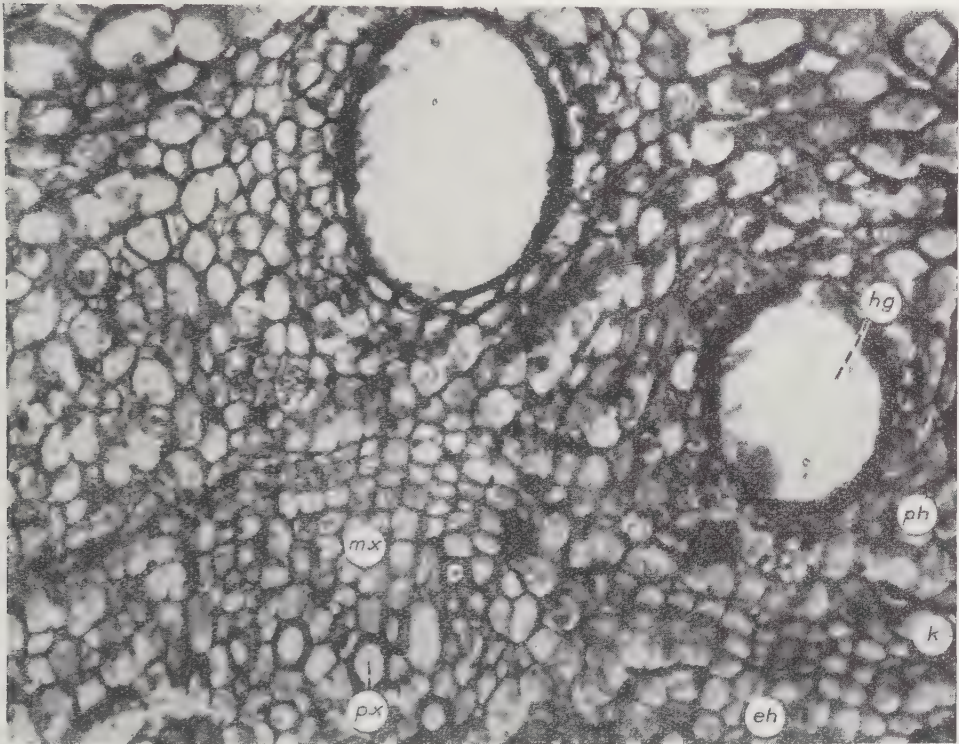


Abb. 14. Differenzierung des primären Xylems (Original). Vergr. 270  $\times$ . ph Phloem, hg Harzgang, k Kambium, eh in Entstehung befindliche Holzelemente, mx Metaxylem, px Protoxylem

In der Literatur fanden sich über die sprossbürtige Wurzelbildung folgende Angaben :

VAN DER LEK (47) führte an den holzigen Stecklingen von *Populus*, *Salix*, und *Ribes nigrum*, SANDISON (33) an *Lonicera japonica* und WOLFE (49) an *Cotoneaster dammeri* Versuche und histologische Untersuchungen im Zusammenhang mit ihrer sprossbürtigen Wurzelbildung durch. Der Gegenstand ihrer Untersuchungen war in jedem einzelnen Fall ein einjähriger holziger Steckling. VAN DER LEK wies darauf hin, dass die adventiven Wurzeln an den von ihnen untersuchten holzigen Stecklingen histologisch präformiert sind und dass den primären Markstrahlen eine entscheidende Bedeutung bei ihrer Ausgestaltung zukommt. SANDISON stellte bei *Lonicera japonica* fest, dass die Rinde an der Blattbasis ihren meristematischen Charakter beibehalten hat und dass sie imstande ist, hier eine sich nicht verzweigende, kräftige Wurzel in mesogener Weise zu bilden. Laut WOLFE geht an den einjährigen holzigen Stecklingen von

*Cotoneaster dammeri* die Wurzel von der Teilung des zwischen den Blattspurbündeln und der Knospenbasis befindlichen Parenchyms aus.

Die an *Cotinus* gemachten Beobachtungen führten zu einem mit den Untersuchungen von WOLFE übereinstimmenden Ergebnis. Ein Unterschied besteht insofern, als es sich hier nicht um einjährige, sondern um mehrjährige holzige Teile handelt, und nicht um Stecklinge, sondern um Sprosse, die mit dem Stengel zusammenhängen.

Als Endergebnis der hier geschilderten Untersuchungen lässt sich letztlich folgendes aussagen :

Auf die Frage, in welchem Alter die Teile imstande sind, Wurzeln zu entwickeln, wurde festgestellt, dass am erfolgreichsten die jungen, 3—4 jäh-

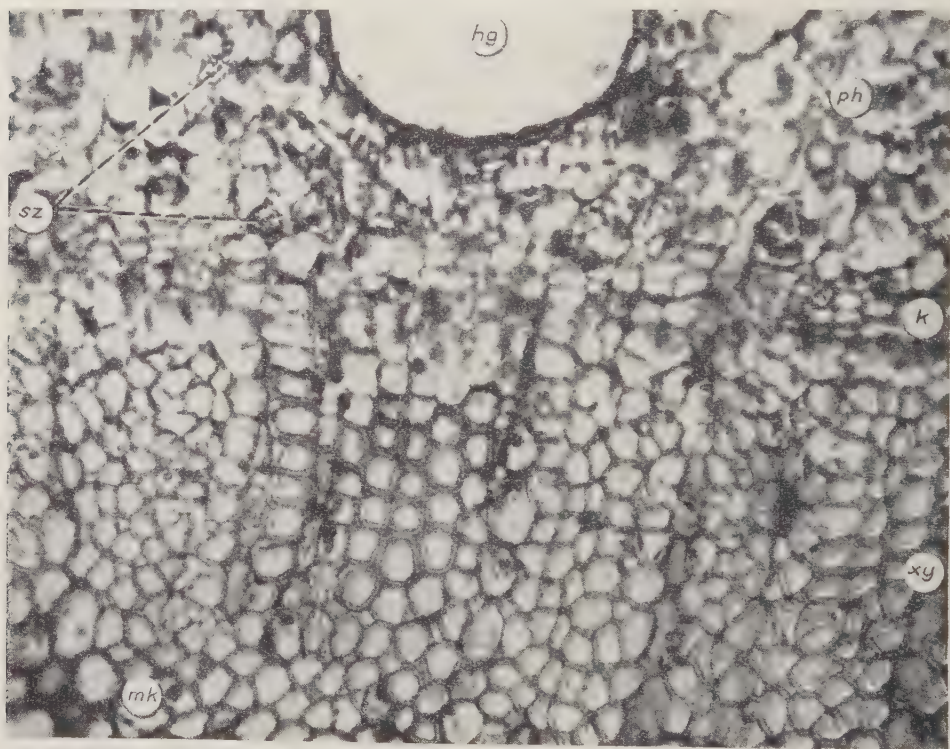


Abb. 15. Ausbildung des sekundären Xylems (Original). Vergr. 270 . hg Harzgang, ph Phloëm, sz Steinzellen, k Kambium, xy Xylem, mk Markkrone

rigen Teile Wurzeln schlagen. Die Zeitdauer der Wurzelbildung beträgt in dem Falle, wo sich die plagiotropen Sprosse der Pflanze unabhängig von äusseren Einwirkungen auf den Boden hinabneigen, ein volles Jahr. Wird dieser Zustand künstlich hervorgerufen, so tritt die Wurzelbildung bereits nach 6 bis 8 Wochen ein, wie dies auch aus den in Balatonarács, am ursprünglichen Standort ausgeführten Versuchen hervorging. Die Wurzelbildung ist zur Zeit der stärksten



Sprossentwicklung, im Mai, am intensivsten. Wenn aber diese Wurzeln nicht genügend erstarken können, gehen sie während der sommerlichen Trockenheit bald zugrunde. Auch im Herbst wurde eine Wurzelbildung beobachtet. In dieser Jahreszeit bildet zwar die Pflanze weniger Wurzeln aus, doch überwintern diese unter der für diesen Prozess günstigeren Laubdecke.

Zur Herstellung von einfachen holzigen Stecklingen erwies sich *Cotinus* als ungeeignet, weil überhaupt keine Wurzelbildung erfolgt. Das Ausbleiben

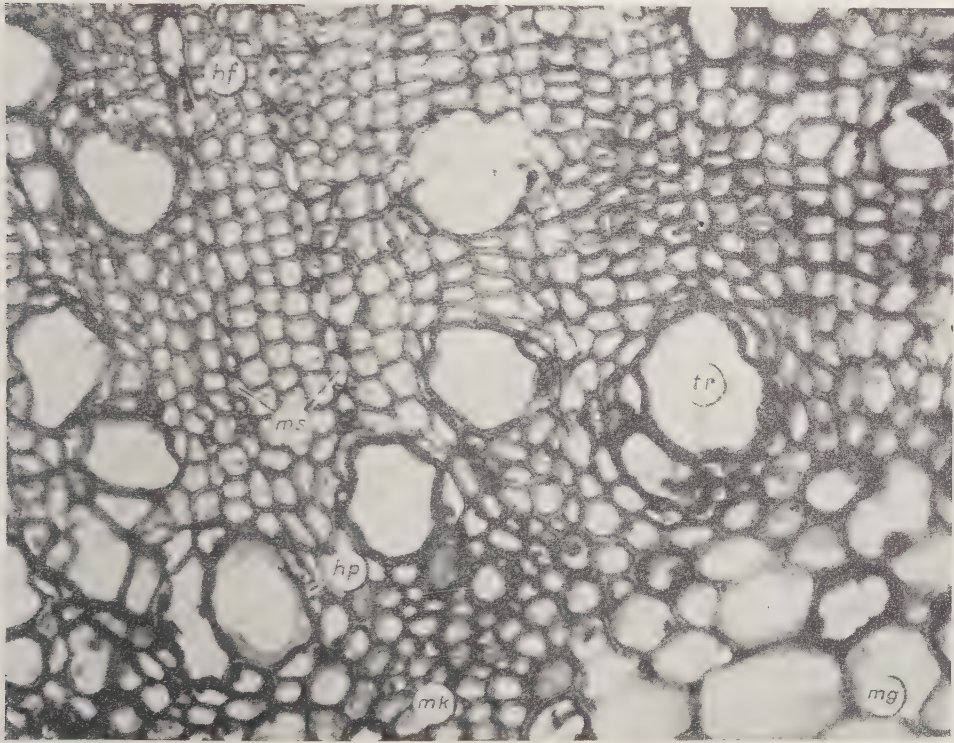


Abb. 16. Ausbildung von Holzfasern und von Gefässen mit weitem Lumen (Original). Vergr. 270  $\times$ . tr Trachee, hf Holzfaser, ms Markstrahl, hp Holzparenchym, mk Markkrone, mg Markgewebe

der Wurzelbildung kann auf mehrere hemmende Faktoren zurückgeführt werden.

So ist *Cotinus* eine Pflanze, die in natürlicher Umgebung unter trockenen Verhältnissen gedeiht, so dass ihre Gewebe sehr bald ihren meristematischen Charakter verlieren und sich zu Dauergeweben umwandeln.

Laut der obigen Literaturangaben ist die Hauptbedingung einer günstigen Wurzelbildung der Holzgewächse, dass die Ausbildung der primären Mark-

strahlen im Stamme intensiv sei. Da die primären Markstrahlen von *Cotinus*, die eigentlich die Ausgangsstellen der Wurzelbildung zu sein hätten, sehr schmal sind, kann eine von den Markstrahlen ausgehende Bildung von sprossbürtigen Wurzeln überhaupt nicht vorkommen. Längs der Rindengrenze, wo die Teilung ebenfalls einsetzen könnte, häuft sich eine grosse Menge Gerbsäure an. Die sprossbürtige Wurzel bildet sich bei *Cotinus* aus dem an der früher erwähnten bestimmten Stelle befindlichen Parenchym aus, und dieser Gewebeteil enthält

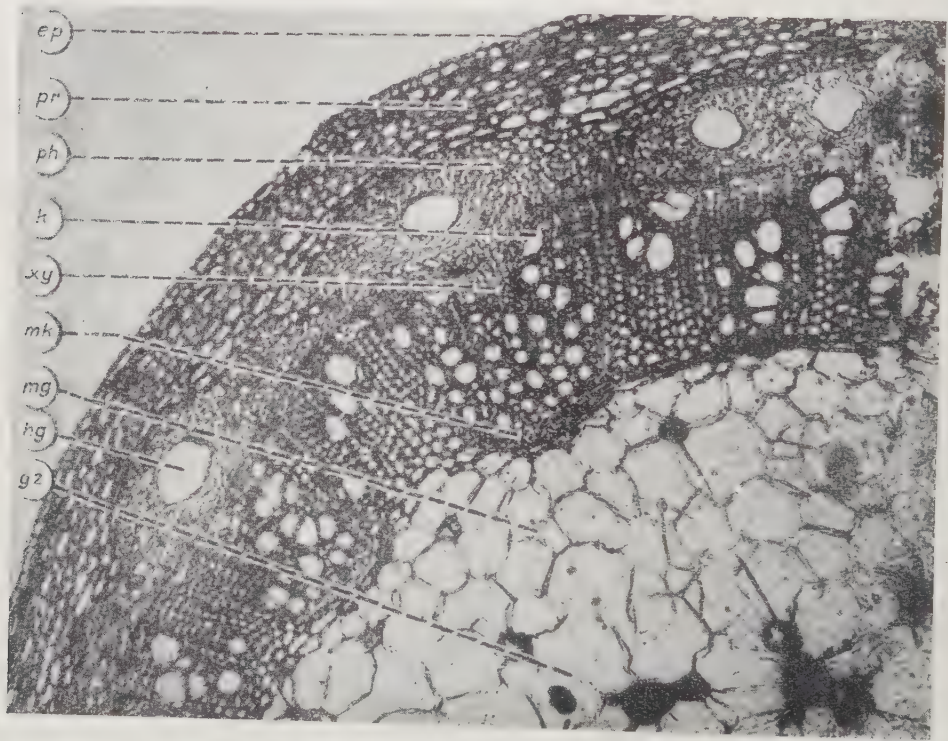


Abb. 17. Querschnitt eines einjährigen Sprosses (Original). Vergr. 144 . . ep Epidermi, pr primäre Rinde, ph Phloëm, k Kambium, xy Xylem, mk Markkronen, mg Markgewebes, hg Harzgang, gz gerbsäurehaltige Zellen

niemals Gerbsäure. Es darf daher angenommen werden, dass die Gerbsäure hemmend auf die Teilung der Gewebe wirkt.

Ältere, bereits mit Wurzeln ausgestattete Zweigteile sind, wenn man sie zu 8 bis 10 cm langen Stecklingen zerstückelt, gleichfalls nicht für Vermehrungszwecke geeignet. Der Grund hierfür dürfte histologisch folgender sein:

An den Stecklingen schlagen die ruhenden Knospen aus und die in den Stecklingen, in der Umgebung der Knospen aufgespeicherten Nährstoffe werden zur Entwicklung der grünen Sprosse aufgebraucht. Da der holzige Steckling

nicht mehr zu neuen Nährstoffen gelangen kann, was zum Anstoss für die Teilung der Gewebe unbedingt notwendig wäre, so ist er auch nicht imstande, neue Organe, also Wurzeln zu entwickeln. In diesem Falle hat die Entstehung des Sprosses den Vorzug vor der Wurzelbildung der adventiven Teile. In der Knospe ist nämlich das primäre Meristem im Ruhezustand bereits vorhanden, während zur Bildung der sprossbürtigen Wurzel zuerst die Entwicklung eines sekundären Meristems notwendig ist. Bei Stecklingen werden die angehäuften Reservestoffe vollständig zur Bildung des sich leichter und früher entwickelnden



Abb. 18. Plagiotroper Spross mit sprossbürtigen Wurzeln

grünen Sprosses aufgebraucht. Eine zur Bildung eines neuen Meristems notwendige Nährstoffmenge ist aber im holzigen Steckling nicht vorhanden und dieser ist auch gar nicht imstande, eine solche bereitzustellen.

#### LITERATUR

1. ARTSCHWAGER, E.: 1950. The Time Factor in the Differentiation of Secondary Xylem and Phloem in Pecan. *American Journal of Botany*. **37**. S. 15—24.
2. CARLSON: 1929. Origin of Adventitious Roots in Coleus Cuttings. *Botanical Gazette*. **87**. S. 110—126.
3. CARSTENS, C.: 1931. Das Dickenwachstum der Gymnospermen und holzigen Dikotyledonen. — Beihefte zum Botanischen Zentralblatt. I. Ab. **48**. S. 97—113.



4. CONARD - ZIMMERMANN : 1931. The Origin of Adventitious Roots in Cuttings of *Portulaca oleracea*. — *Contributions Boyce Thomps. Institut. (im Ref.)*
5. ESAU, K. : 1943. Origin and Development of Primary Vascular Tissues in Seed Plants. — *Botanical Review. 9. S. 125—206.*
6. ESAU, K. - CHEADLE, V. I. - GIFFORD, E. M. : 1953. Comparative Structure and Possible Trends of Specialisation of the Phloem. *American Journal of Botany. 40. S. 9—17.*
7. FILARSZKY, N. : 1911. *Növénymorphologia. (Pflanzenmorphologie. Nur ungar.)*
8. FOSTER, A. S. : 1939. Structure and Growth of the Shoot Apex of *Cycas revoluta*. — *American Journal of Botany 26. — S. 372—385.*
9. FOSTER, A. S. : 1940. Further Studies on Zonal Structure and Growth of the Shoot Apex of *Cycas revoluta* Thunbg. — *American Journal of Botany. 27. S. 487—501.*
10. FOSTER, A. S. : 1941. Zonal Structure of the Shoot Apex of *Dioon edule* Lindl. — *American Journal of Botany. 28. S. 557—564.*
11. FROST : 1931. Specialisation in Secondary Xylem of Dicotyledons. — *Botanical Gazette. 91. S. 88—96.*
12. GIFFORD, E. M. : 1950. The Structure and Development of the Shoot Apex in Certain Woody Ranales. — *American Journal of Botany. 37. S. 595—611.*
13. GRAEVENITZ, L. : 1913. Über die Wurzelbildung an Steckholz. Jena (im Ref.).
14. GREGUSS, P. : 1945. A közép-európai lomblevelű fák és cserjék meghatározása szövettani alapon. Budapest.
- 14a. GREGUSS, P. : 1945. Bestimmung der mitteleuropäischen Laubbölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage. Budapest.
15. GRIFFITH, M. : 1952. Structure and Growth of the Shoot Apex in *Araucaria*. — *American Journal of Botany. 39. S. 253—263.*
16. GUTTENBERG, H. : 1940. Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. (LINSBAUER, K. : *Handbuch der Pflanzenanatomie.*)
17. GUTTENBERG, H. : 1952. *Lehrbuch der allgemeinen Botanik. 3. Aufl.*
18. HALMAI, J. : 1935. A *Centaurium umbellatum* Gilib szára szöveteinek fejlődése. — Die Entwicklung der Gewebe des Stammes bei *Centaurium umbellatum* Gilib. — *Botanikai Közlemények. 32. 1935. S. 115—123.*
19. HEGEDÜS, Á. : 1944. A szállítóyalábok futása néhány kétszikű növény levélnyelében. — The Course of the Vascular Bundles in the Petiole of Some Dicotyledonous Plants. — *Borbásia. 5—7. S. 79—86.*
20. HEGEDÜS, Á. : 1954. A *Tilia pseudorubra* hajtásának szövetfejlődéséről. — Über die Gewebeentwicklung der *Tilia pseudorubra*-Sprösslinge. — *Botanikai Közlemények 45. S. 221—225.*
21. HEGEDÜS, Á. : 1954. Die Differenzierung der Meristeme im Sprossvegetationskegel. — *Acta Botanica. Hung. 1. S. 47—59.*
22. HEGEDÜS, Á. : 1949. Is there a Correlation between Leaf Arrangement and the Manner of Ontogeny of the Conductive Tissues of Stems? — *Botanical Gazette 110. S. 593—599.*
23. HEGEDÜS, Á. : 1943. Szövetfejlődéstani és összehasonlító szövettani vizsgálatok a *Solanum dulcamara* és a *Lycium halimifolium* szárán — Histologisch-entwicklungsgeschichtliche und vergleichende anatomische Untersuchungen am Stengel von *Solanum dulcamara* und *Lycium halimifolium*. — *Botanikai Közlemények. 40. S. 310—339.*
24. HELM, W. : 1939. Untersuchungen über die Differenzierung der Sprossscheitelmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambiums. — *Planta 15. S. 105—191.*
25. JOST, L. : 1901. Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume. — *Botanische Zeitung. I. 1. S. 1—24.*
26. KORODY, E. : Studien am Spross-Vegetationspunkt von *Abies concolor*, *Picea excelsa* und *Pinus montana*. — *Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 25. S. 23—59. (Im Ref.)*
27. KOSTYTSCHEW, S. : 1924. Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. — *Beihfte zum Botanischen Zentralblatt. 40. S. 295—350.*
28. KÜNSTER, E. : 1939. Sekundäres Dickenwachstum : Holz und Rinde. Berlin.
29. METCALFE, C. R. - CHALK, L. : 1950. *Anatomy of the Dicotyledons.*
30. POPHAM, A. - CHAN, A. : 1950. Zonation in the Vegetative Stem Tip of *Chrysanthemum morifolium* Bailey. — *American Journal of Botany. 37. S. 476—483.*
31. ROUFFA, A. S. - GUNCKEL, J. E. : 1951. A Comparative Study of Vegetative Shoot Apices in the Rosaceae. — *American Journal of Botany, 38. S. 290—300.*
32. RÖSLER, P. : Histologische Studien am Vegetationspunkt am *Triticum vulgare*. — *Planta. V.*
33. SANDISON : 1934. The Rooting of Cuttings of *Lonicera japonica*. — *New Phytologist. 33. (Im Ref.)*



34. SÁRKÁNY, S.: 1938. A fák összehasonlító szövettani vizsgálata külföldön és hazánkban. — Die histologische Untersuchung der Holzarten im Auslande und in Ungarn. — Botanikai Közlemények. **35.** S. 296—309.
35. SÁRKÁNY, S.: 1934. A szállítószövetrendszer kifejlődése a *Ricinus communis* szárában. — Die Entwicklung des Leitungssystems bei *Ricinus communis*. — Botanikai Közlemények. **31.** S. 185—210.
36. SÁRKÁNY, S.: 1937. Szövetfejlődéstani vizsgálatok az *Aristolochia siphon* szárában. — Histologisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen im Stengel der *Aristolochia siphon*. — Botanikai Közlemények. **34.** S. 120—140.
37. SÁRKÁNY, S.: 1939. Xylotomiai vizsgálatok. (Adatok a hazai lombos fák és cserjék szövettani meghatározásához.) — Xylotomische Untersuchungen. Beiträge zur histologischen Bestimmung der heimischen Laubbäume und Sträucher. — Botanikai Közlemények. **36.** S. 45—72.
38. SCHMIDT, A.: 1924. Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. — Botanisches Archiv. **8.** S. 345—404.
39. SCHÜEPP, O.: 1926. Die Meristemen. (Linsbauer, K.: Handbuch der Pflanzenanatomie.)
40. SIMON, L.: 1908. Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. — Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik. **45.** S. 351.
41. SOLEREDER, H.: 1899. Systematische Anatomie der Dicotyledonen.
42. SOÓ, R.—JÁVORKA, S.: 1951. A magyar növényvilág kézikönyve (Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt. Nur ungar.).
43. TOBLER, F.: 1939. Die mechanischen Elemente und das mechanische System. Berlin.
44. TROLL, W.: 1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen.
45. TROLL, W.—WEBER, H.: 1949, 1951, 1953. Morphologie, einschliesslich Anatomie. — Fortschritte der Botanik, **12.**, **13.**, **14.**
46. URSPRUNG, A.: 1950. Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. — Beihefte zum Botanischen Zentralblatt. **19.** S. 213.
47. VAN DER LEK, H. A. A.: 1930. Anatomical Structure of Woody Plants in Relation to Vegetative Propagation. International Horticultural Congress. London, Report and Proceedings. S. 66—76.
48. WISSELINGH: 1926. Beiträge zur Kenntnis der inneren Endodermis. — Planta.
49. WOLFE: 1934. Origin of Adventitious Roots in *Cotoneaster dammeri*. — Botanical Gazette. **95.**

## ГИСТОГЕНЕЗ ПЛАГИОТРОПНЫХ ПОБЕГОВ СКУМПИЯ (*COTINUS COGGYGRIA* SCOP.) И СПОСОБ ИХ УКОРЕНЕНИЯ

Й. ГЁРГЕНЬИ-МЕСАРОШ

### Резюме

Исследования автора состоят из двух частей. Она с одной стороны занимается гистогенезом плагиотропных побегов, а с другой стороны излагает способ укоренения этих побегов.

Относительно конуса нарастания и образования первичной меристемы ею было установлено следующее:

В конусе нарастания хорошо можно различать тканевые области корpusкулы и оболочки. Делящаяся антиклинальными стенками оболочка в каждой фазе развития, то есть как в период покоя, так и в вегетационном периоде, состоит из однослойных клеток.

Деление исходит из группы инициальных клеток в середине конуса нарастания под оболочкой. Из этой центральной клеточной группы 1. отшнуровываются в направлении к поверхности инициальная клетка оболочки; 2. в направлении же к периферии отделяются два клеточных ряда, причем из внешнего ряда клеток возникают клетки коры, в то время как из внутреннего ряда клеток образуются клетки прокамбия; 3. во внутреннем направлении от центральных инициальных клеток в оси стебля дифференцируется сердцевинная меристема. В период покоя в конусе нарастания хорошо можно различить оболочку и корpusкул, однако, в оболочке нельзя наблюдать направлений деления. Она показывает гомогенное строение тканевой области.

Проводящие ткани образуются из прокамбиальных тяжей, возникающих в меристематическом кольце. Прокамбиальные тяжи дифференцируются в основании листьев

и проходят из этого места в верхнем направлении в листовый черешок, а вниз — в стебель. Исследования автора доказывают базипетальное образование прокамбиальных тяжелой скумпии. В прокамбиальных тяжах сперва дифференцируются смоляные ходы, а затем протоксилемные элементы. Прокамбиальные смоляные ходы схизогенного происхождения, однако, при дальнейшем развитии они расширяются путем лизигена.

После образования межпучкового камбия камбиальное кольцо исполняет единую функцию и порождает как в пучковых, так и в межпучковых частях большое количество древесины с небольшим количеством сосудов. В начальной фазе развития преобладает разномножение элементов луба, но после образования камбиального кольца порождение древесины становится более интенсивным.

Наблюдается периодический рост побегов начиная с ранней весны до поздней осени, чтобы установить влияние их роста на образование корней из побегов. На основании этой серии исследований автор устанавливает, что сильный рост побегов в высоту начинается в начале апреля, и продолжается до середины июня, до времени полного расцвета. Дальнейшее развитие характеризуется утолщением и одревеснением. Ткани весьма скоро укрепляются и быстро теряют свой меристематический характер. Относительно содержания дубильной кислоты в клетках коры автор устанавливает, что эта часть ткани в молодом возрасте также содержит дубильную кислоту, однако, после окончания роста в высоту содержание дубильной кислоты все повышается вплоть до окрашивания листьев.

### *Исследование укоренения плагиотропного побега*

Пригибающиеся к почве ветви со временем покрываются листьями и перегноем, что способствует их укоренению. Соответственно характеру ксерофитных растений развивающиеся таким путем корни весьма редкие и маловетвистые.

Корни пробиваются всегда около почек. Первостепенным условием укоренения является, чтобы на побегах имелись спящие почки. Экспериментами автора доказано, что если удалить почки, образование адвентивных корней не состоится. Первые корни на побеге появляются на основании листьев, непосредственно над срединным нервом. После появления первого корня вследствие благоприятного снабжения питательными веществами побег набухает в узле и возникает комок. Впоследствии из этой набухшей части не только под почкой, но и вокруг нее могут пробиться несколько корней.

В связи с гистогенезом молодого побега автор устанавливает, что у выхода срединного нерва наблюдается образование паренхимной ткани большого размера, богатой крахмалом. Эта паренхима расширяется, увеличивается из года в год. Образованию корней непременно должно предшествовать образование этой тканевой части, накапливающей питательные вещества.

При естественных условиях успешнее всего укореняются молодые 3—4-летние части. Длительное укоренение, если плагиотропные побеги растения пригибаются независимо от внешних воздействий к почве, — 1 год. Если же вызвать это состояние искусственным путем, то укоренение происходит уже по истечении 6—8 недель. Для производства гладких деревянистых черенков скумпии (*Cotinus coggygria* Scop.) не оказалась пригодной, так как образование корней вовсе не состоится. Отсутствие корнеобразования можно отнести к различным препятствующим факторам.

В его естественной среде это растение развивается в сухих условиях, и поэтому его ткани скоро теряют свой меристематический характер. Вдоль перичикла, где образование придаточных корней вдоль сердцевинных лучей могло бы возникнуть, наблюдается накопление большого количества дубильной кислоты. Автор предполагает, что дубильная кислота также оказывает задерживающее действие на деление тканей.

Более старые, уже укоренившиеся части ветвей, разрезанные на черенки длиной в 8—10 см, также не пригодны для вегетативного размножения. По мнению автора это обуславливается тем, что на этих черенках спящие почки прорастают, вследствие чего накопленное в области почек питательное вещество используется для развития зеленых побегов. Ввиду того, что деревянистый черенок не может получить новых питательных веществ, необходимых для начала деления тканей, то он не в состоянии развивать новых органов, то есть корней. В этом случае возникновение побегов имеет преимущество над корнеобразованием придаточных частей.

В почке первичная меристема уже налицо в состоянии покоя, в то время как для возникновения придаточного корня необходимо сперва образование вторичной меристемы. В случае черенка, накопленное питательное вещество полностью используется для образования легкого и раньше развивающегося зеленого побега. Питательных веществ же, необходимых для возникновения новой меристемы, в деревянистом черенке не имеется, и черенок не в состоянии их производить.

# LA SUBSTANCE DE CROISSANCE DU MAÏS LAITEUX

Par

B. GYÓRFFY, G. RÉDEI et MME G. RÉDEI

*Institut de Génétique de l'Académie des Sciences de Hongrie*

(Reçu le 2. IV. 1955)

L'extrait laiteux du maïs stimule notablement la croissance des embryons de céréales immatures excisés, ainsi que la prolifération des tissus de carotte cultivés in vitro. Le précipité de NEUBERG — KERB, respectivement les fractions traitées au butanol et à l'éther agissent plus favorablement sur la croissance de l'embryon et des tissus que l'extrait cru. Ce sont probablement les 20 substances positives à la ninhydrine, démontrées par la chromatographie de partage sur papier et dont 18 ont pu être identifiées avec les acides aminés qui jouent le rôle le plus considérable dans la stimulation de la croissance. La teneur en acide indol-acétique revêt également une importance significative. Le facteur de croissance du maïs laiteux semble être analogue ou identique à la substance active du lait de coco.

## Introduction

L'idée de cultiver des embryons isolés sur des extraits d'origine végétale n'est pas nouvelle. Ainsi en 1907 STINGL (30) au cours des recherches sur la transplantation des embryons de céréales avait déjà observé que dans certains cas les embryons se développent mieux sur des endospermes d'une autre espèce. Néanmoins, l'utilisation des extraits végétaux pour les cultures d'embryons ne prit une plus grande extension qu'en 1941, respectivement en 1942, lorsqu' OVERBEEK et al. (31) annoncèrent que la culture des embryons de *Datura* d'une longueur de 0,15 mm devient possible si on ajoute du lait de coco au milieu nutritif. En 1944, les mêmes auteurs rapportent avoir réussi à enrichir 170 fois cette substance de croissance de l'embryon. Ils avaient aussi entrepris des recherches sur l'action des extraits de malt, de blé, de maïs, d'amande, de banane, etc.

KENT et BRINK (14) trouvent que le jus de tomates mûres exerce une influence particulièrement favorable sur la croissance des embryons, ZIEBUR et BRINK (34) remarquent que l'endosperme de l'orge, aussi bien que son dialysat contiennent des substances actives non seulement à l'égard des embryons de l'orge, mais aussi à l'égard des embryons d'autres espèces. Par contre, les résultats obtenus avec le lait de coco filtré par Seitz, avec les extraits de malt,



de pommes de terre, de pois, de haricots et de maïs saccharain se sont montrés négatifs.

Nous connaissons l'action favorable, sur les microorganismes, des extraits préparés à partir des différentes graines de céréales. En 1940 et 1941 ROBBINS (27) avait déjà trouvé dans les caryopses de maïs la substance Z qui stimule la croissance de *Phycomyces*, et il l'avait séparé en  $Z_1$  et  $Z_2$ . Il identifie la première avec l'hypoxanthine et considère la deuxième comme un mélange d'acides aminés.

En 1948 CAPLIN et STEWARD (5, 6) démontrent que la substance de croissance du lait de coco qui provoque la croissance de l'embryon, agit aussi favorablement sur la croissance des tissus de carotte cultivés *in vitro*. CAPLIN et STEWARD (5) observent qu'un échantillon de lait de maïs liophylisé exalte aussi notablement l'accroissement des cultures de tissus. Depuis ce temps là, l'usage du lait de coco dans la culture des différents tissus végétaux se répand rapidement (8, 17, 23 etc.).

En 1951 NÉTIEN et al. (21) rapportent également que dans un milieu additionné de lait de maïs, la croissance des souches de tissus de carotte de Gautheret se montre extrêmement favorable. Plus tard ils démontrent que le lait de maïs stimule plus sensiblement la croissance des cultures des tissus de topinambour que le lait de coco, et ils établissent que l'action stimulante n'est pas seulement en rapport avec la teneur en acide indol-acétique.

Se basant sur des expériences de fractionnement (19), ils envisagent la présence de deux facteurs de croissance, toutefois ils ne réussissent ni à les rendre plus actifs, ni à les identifier. Le texte de leur conférence, tenue en 1954 au Congrès de Briançon (20), nous est parvenu après la réalisation de nos expériences, au cours de l'assemblage de nos résultats.\*

Par la suite ils ont, au moyen d'adsorption sur résine synthétique, préparé une fraction active du dialysat de lait de maïs. Dans la substance adsorbée, qui a provoquée une forte prolifération, ils ont réussi à déceler des acides aminés. Tout de même dans les cultures des tissus de carotte le dialysat traité à l'éther s'est montré d'une activité supérieure.

Dès l'année 1950 nous avons commencé l'étude des substances de croissance de l'embryon. Dans le jus de tomate, dans l'extrait des grains laiteux du blé et de l'orge, ainsi que dans celui des jeunes graines de lin nous avons constaté une action stimulante sur la croissance, comparable à celle décelée dans le lait de maïs. De toutes ces substances, c'est le lait de maïs qui s'est montré le plus favorable à l'égard des embryons excisés de pois (GYÖRFFY, donnée non publiée). Il est frappant que dans les cultures d'embryons de céréales le lait de maïs ait provoqué, outre la stimulation de la croissance de l'embryon, une forte prolifération du scutellum.

\* Qu'il nous soit permis d'exprimer notre plus vive reconnaissance au Professeur G. NÉTIEN pour l'envoi de son étude.



### Matières et technique

*Culture d'embryons.* Nos tests portant sur la substance active contenue dans le lait de maïs ont été réalisés avec des cultures d'embryons et des cultures de tissus. Les embryons des céréales (*Triticum* respectivement *Hordeum*), après la stérilisation des caryopses avec de l'hypochlorite de calcium furent placés sur un milieu de 1 à 5 ml contenant des sels minéraux, 0,8 p. 100 d'agar et 3 p. 100 de saccharose. Le milieu confectionné spécialement dans ce but comporte les éléments suivants :  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  300 mg.,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$  200 mg.,  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$  200 mg.,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  200 mg.,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  80 mg., 3 mg. de citrate ferrique ou 10 mg. de  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$  et 1000 ml. de  $\text{H}_2\text{O}$ .

La croissance des embryons a été estimée sur la base du poids frais et du poids sec à l'air, respectivement sur la base de la longueur des pousses et de la plus longue racine.

*Culture de tissus.* Notre méthode de culture diffère en quelque sorte de celle de l'école GAUTHERET (13), en tant que nos tests ont été effectués avec des tranches cambiales de carotte prélevées chaque fois directement sur la racine, c'est-à-dire avec un ensemencement primaire. La surface des carottes fut stérilisée avec l'antiseptique Ryfen (solution aqueuse :  $\text{C}_6\text{H}_5\text{HgBO}_2$ ) dilué à 1 : 20.000. Nous avons constaté que les tranches d'un poids de 8 à 10 mg. environ sont les plus susceptibles à l'égard de l'action stimulante des substances de croissance. Pour la détermination du poids initial nous avons adopté la pesée — pratiquée sur une balance à torsion — d'un échantillon renfermant vingt explantats de grandeur moyenne, pris au hasard. Au bout de trente jours de culture on détermina le poids frais des fragments de tissus un à un, tandis que le poids sec, après une désiccation jusqu'à constance de poids, fut déterminé collectivement à l'aide d'une balance analytique. Comme milieu nutritif nous nous sommes servis, avec une modification insignifiante, du milieu modifié de White, utilisé par MAUNEY et al. (16). La culture fut réalisée avec quatre fragments par flacons d'Erlenmeyer de 50 ml. contenant un milieu de 10 ml., ou avec une seule tranche dans des tubes contenant un milieu de 1 ml., placés dans un thermostat de 28 à 30°C que nous nous sommes efforcés de saturer de vapeur d'eau. À fin de prévenir l'infection provenant de l'extérieur nous, avons imbibé de Ryfen dilué à 1 : 20.000 les tampons en ouate de papier. Nous avons examiné trois échantillons de lait de maïs renfermant différentes matières sèches. La marche du fractionnement est représentée sur le schéma.

## Fractionnement du lait de maïs

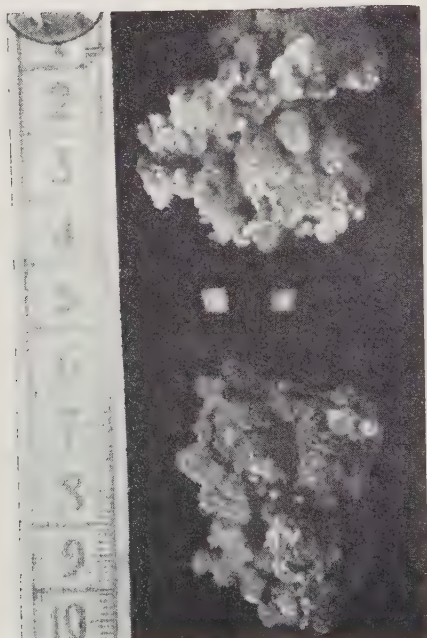
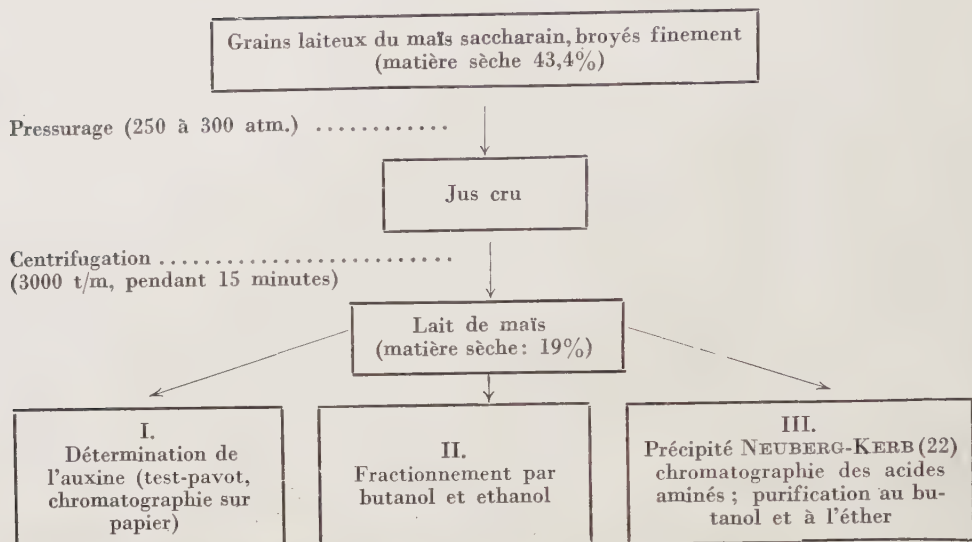


Fig. 1. Croissance des explants de carotte pendant une culture de 10 semaines sur un milieu additionné de lait de maïs. Les deux petits fragments médiaux représentent la grandeur initiale

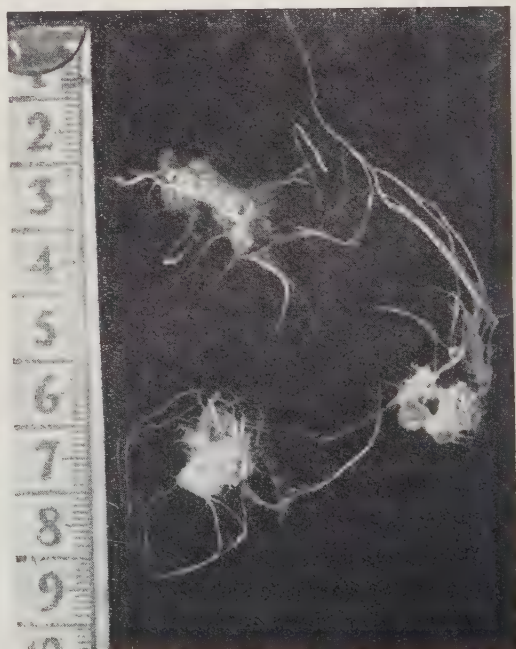
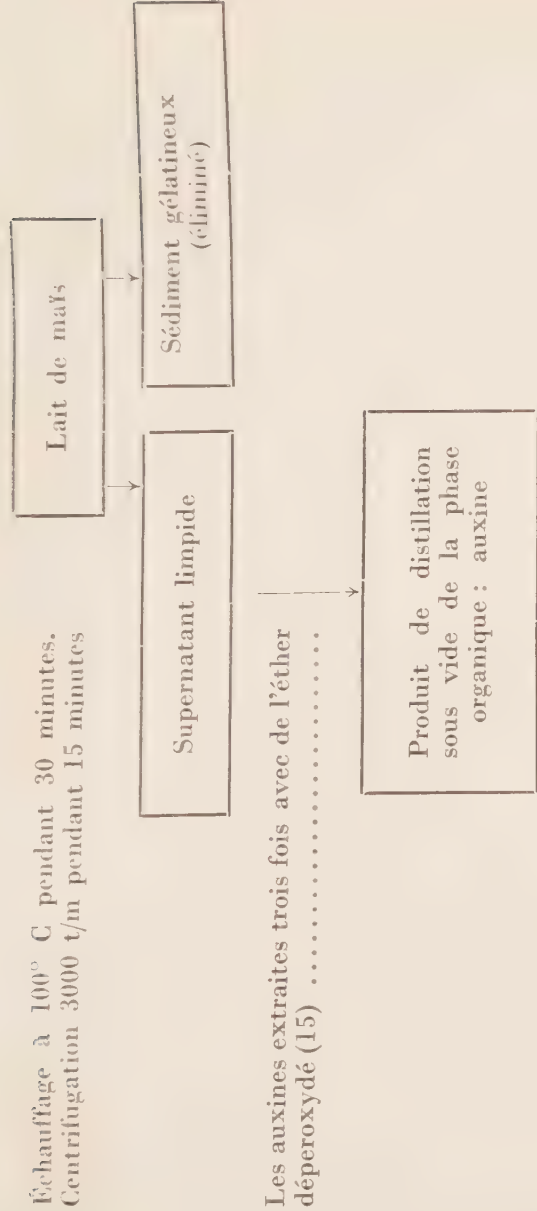


Fig. 2. Racines différenciées de cultures de tissus de carotte sur un milieu de lait de maïs

## I. Détermination de l'auxine

Échauffage à 100° C pendant 30 minutes.  
Centrifugation 3000 t/m pendant 15 minutes



Déterminations :

### a) *Test-parot* (4)

Après une germination préalable de 28 heures les plantules de pavots à radicules de 1 à 2 mm sont placées sur du papier-filtre dans une boîte de Petri contenant 2 ml de la substance à examiner et maintenues pendant 24 heures à 26° C dans un thermostat. On a aussi utilisé parallèlement une série témoin d'acide indol-acétique p. a. dilué à 10<sup>-3</sup>—10<sup>-13</sup> g/ml. La longueur de la racine est mesurée en mm (moyenne de 60 racines par concentration) et comparée au témoin aqueux exprimé en p. 100.

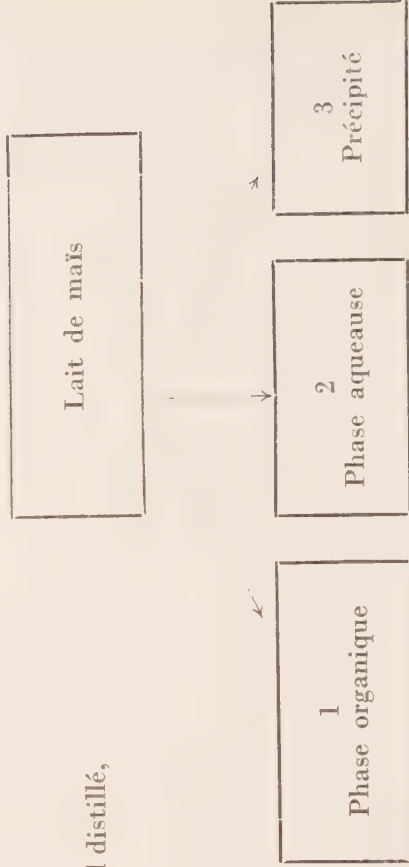
### b) *Chromatographie*

La détermination qualitative est effectuée, à l'aide de la méthode Bennet-Clark et al (1, 2). La détermination quantitative est effectuée à base de l'étendue de la tache et de l'intensité de la coloration comparées à une série de dilutions standards.

## II. Fractionnement alcoolique

### a) *Élution butanolique*

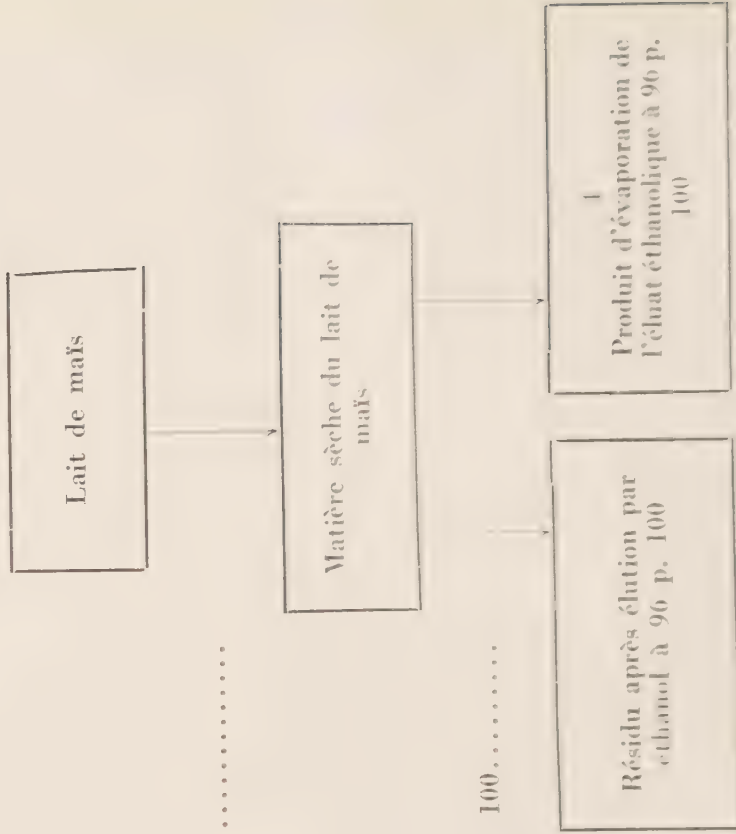
Extraction par le n-butanol distillé,



fractions 1 à 3 après évaporation sont introduites dans le milieu nutritif

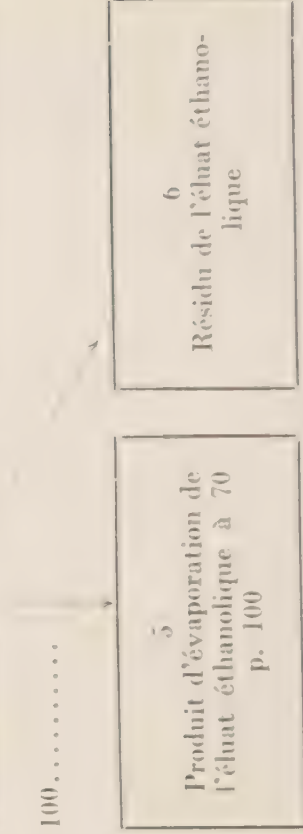
### b) *Élution éthanolique*

Évaporation sous vide.....



Élution éthanolique à 96 p. 100.....

Élution éthanolique à 70 p. 100.....

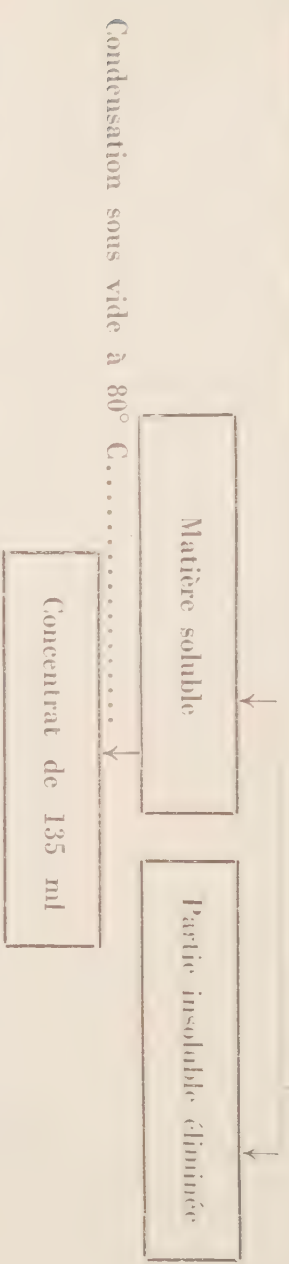


fractions 4 à 6 sont introduites dans le milieu nutritif

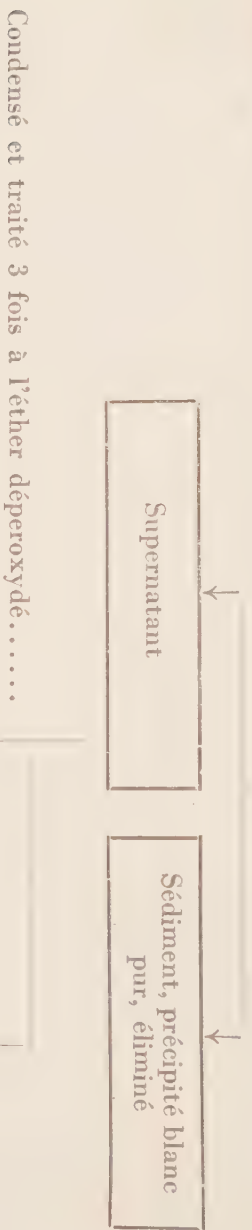


Échauffement à 100° C pendant 30 minutes,  
centrifugation 3000 t/m pendant 15 minutes.....

Sédiment lavé à l'eau bidistillée .....

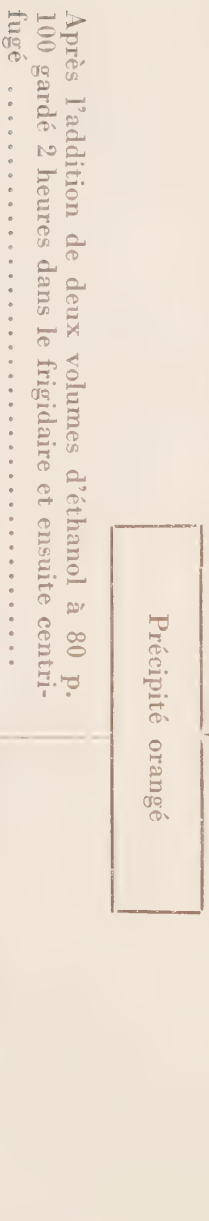


Après addition de 400 ml d'éthanol à 96 p. 100 placé  
pendant 12 heures dans le frigidaire (+4°), ensuite  
centrifugé .....

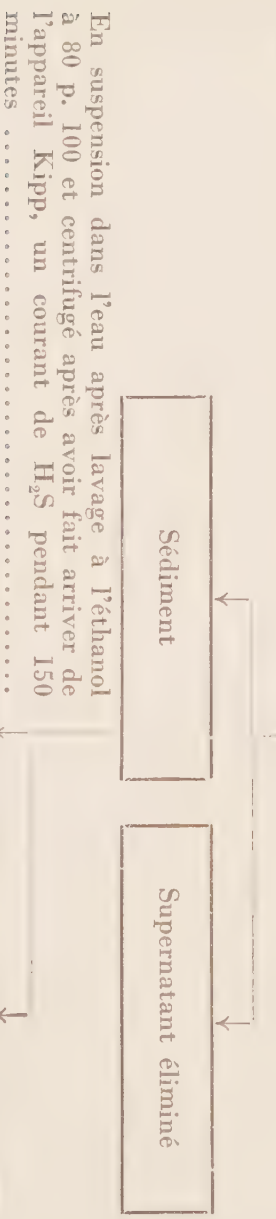


Condensé et traité 3 fois à l'éther déperoxydé.....

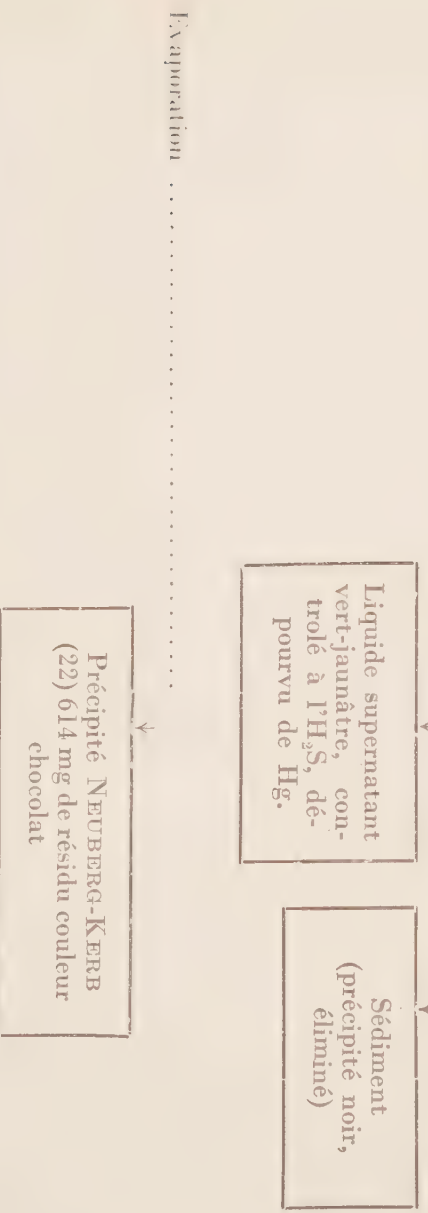
Éther évaporé sous vide. Ajusté à pH 8 par une  
solution à 10 p. 100 de Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>. Acétate de Hg et  
Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> ajouté alternativement goutte à goutte et le  
pH contrôlé constamment .....



Après l'addition de deux volumes d'éthanol à 80 p.  
100 gardé 2 heures dans le frigidaire et ensuite centri-  
fugé .....



En suspension dans l'eau après lavage à l'éthanol  
à 80 p. 100 et centrifugé après avoir fait arriver de  
l'appareil Kipp, un courant de H<sub>2</sub>S pendant 150  
minutes .....



Evaporation .....

#### a) Chromatographie des acides aminés

1. solvant : i-propanol : acide acétique : eau (7:2:1).
2. solvant : phenol : eau : (8:2). Papier : S & S 2043 A. Développement à la ninhydrine.

#### b) Purification au butanol et à l'éther

En traitant l'élution aqueuse de précipité NEUBERG-KERR 3 fois au n-butanol respectivement à l'éther nous avons séparé une phase organique et une phase aqueuse, dont le produit d'évaporation à été ajouté après dissolution au milieu nutritif.



### Résultats

Des différences considérables, bien visibles à la fig. 3. se manifestent dans les différents échantillons de maïs. Le premier échantillon contient 22 p. 100 de matière sèche (déterminée avec le réfractomètre) et provient d'hybrides de maïs saccharain (convar. saccharata, sweet corn). Le deuxième échantillon, du maïs dent de cheval (convar. dentiformis, dent corn) pressuré, renferme 6,9 p. 100 de matière sèche. Pendant la culture d'une durée de 30 jours, les tranches — selon le témoignage des pesées ont atteint, dans une concentration optimale de 10 à 20 p. 100 de lait de maïs, 30 à 70 fois leur poids initial. Dans certains cas, après une culture d'une durée de 6 à 8 semaines, des racines atteignant une longueur de plus de 10 cm. se sont différenciées des cultures de tissus.

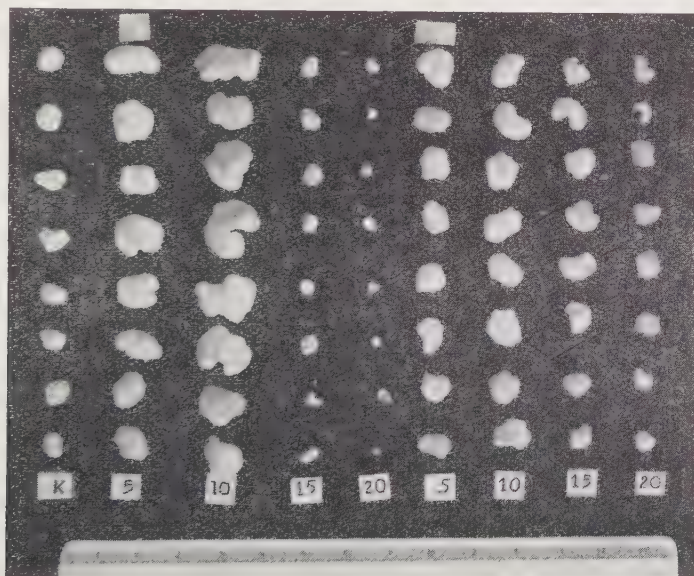


Fig. 3. Croissance des tranches cambiales de la racine de carotte sur l'échantillon de lait de maïs marqué I et II. (Les chiffres sous les lignes montrent le pourcentage de la substance additionnée. (K = Témoin)

Le lait de maïs a aussi considérablement stimulé la croissance des embryons de céréale excisés de caryopses immatures. Le tableau 1, respectivement la fig. 4 illustre l'action exercé par le lait de maïs sur la croissance des embryons de *Triticum monococcum*.

Il est remarquable que même la concentration optimale à son égard stimule à peine la croissance des pousses en longueur, et qu'une concentration plus forte agit d'une manière nettement inhibitive. Elle provoque une inhibition particulièrement forte dans la croissance en longueur de la racine. D'ailleurs, on

peut remarquer que même la croissance de la racine est anormale, le scutellum prolifère intensément et dans le milieu additionné de lait de maïs, le nombre des racines est bien plus grand que dans le milieu dépourvu de lait de maïs.

Tableau 1

Action du lait de maïs sur les embryons *Triticum monococcum* excisés à l'âge de 12 jours.  
Durée de la culture : 21 jours

Substance additionnée: lait de maïs %	Nombre des plantes.	Longueur de pousse		Longueur de racine		Poids frais		Poids sec à l'air	
		cm	%	cm	%	mg	%	mg	%
Ø	14	10,7	100	4,7	100	30,2	100	3,6	100
1	20	9,7	91	3,6	77	35,7	117	7,2	200
2	17	10,4	95	3,5	74	52,5	174	8,4	234
5	12	11,7	109	3,6	77	69,8	234	11,8	328
10	16	7,8	73	1,4	30	79,5	264	13,4	373

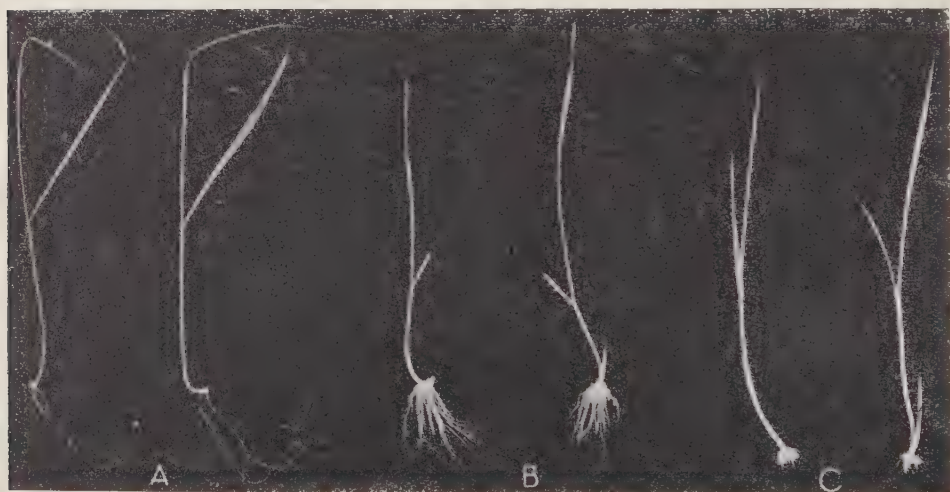


Fig. 4 Quelques types caractéristiques de la croissance de la racine de *Triticum monococcum* cultivée sur (A) milieu nutritif de base ; (B) milieu additionné de lait de maïs à 5 p. 100 ; (C) milieu additionné de lait de maïs à 10 p. 100

Nos expériences sur les cultures d'embryons (25) ont montré que la croissance des embryons peut être stimulée en premier lieu par l'hydrolysat de caséine, respectivement par un mélange d'acides aminés d'une composition bien définie. L'addition d'acide indol-acétique à l'hydrolysat de caséine a fortement augmenté la prolifération des tissus de carotte (fig. 5).

La surface tissulaire dans un milieu additionné d'acide indol-acétique et d'hydrolysat de caséine surpasse même celle croissant dans un milieu renfermant du lait de maïs, mais les pesées montrent, qu'en effet, l'accroissement



Tableau 2

Action de l'hydrolysât de caséine et de l'acide indol-acétique sur l'accroissement des tissus de carotte. Poids initial des explantats : 6 mg

Substance additionnée	Nombre des fragments	Poids frais moyen		Poids sec moyen	
		mg	%	mg	%
Ø .....	18	36,7	100	5,2	100
0.1 mg/l IAA .....	15	71,5	195	9,2	177
1000 mg/l HC .....	20	47,1	128	4,9	94
500 mg/l HC .....	19	60,1	164	6,8	131
100 mg/l HC .....	20	55,5	151	7,2	138
1000 mg/l HC + 0.1 mg/l IAA ...	16	96,3	263	7,8	150
500 mg/l HC + 0.1 mg/l IAA ....	13	101,4	276	10,0	192
100 mg/l HC + 0.1 mg/l IAA ....	20	88,0	239	10,2	194
10% lait de maïs .....	15	115,9	315	14,2	274

HC = hydrolysât de caséine ; IAA = acide indol-acétique

Témoin

10 % LZ

0,1 mg/l IAA

1 g/l HC

0,5 g/l HC

0,1 g/l HC

{ 1 g/l HC +  
0,1 mg/l IAA

{ 0,5 g/l HC +  
0,1 mg/l IAA

{ 0,1 g/l HC +  
0,1 mg/l IAA

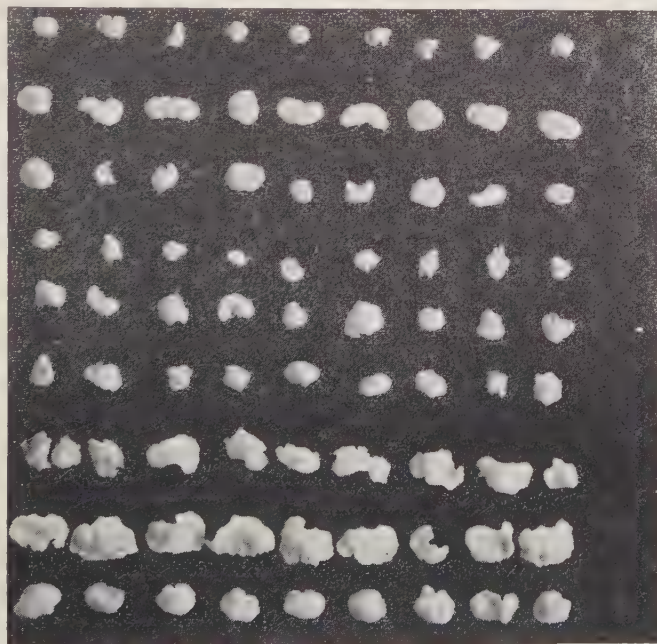


Fig. 5 Croissance des tissus de carotte sur un milieu additionné de lait de maïs, respectivement d'hydrolysât de caséine et d'acide indol-acétique. (LZ — lait de maïs ; IAA — acide indol-acétique ; HC = hydrolysât de caséine)

est plus favorable dans le milieu renfermant du lait de maïs que dans ceux, auxquels nous avons ajouté de l'hydrolysat de caséine et de l'acide indol-acétique (tableau 2).

### Les fractions du lait de maïs

Nous avons isolé du lait de maïs par centrifugation, du supernatant et du sédiment en dénaturant les protéines pendant 30 minutes à une température de 80° C. Nous avons ajouté une quantité de supernatant et de sédiment proportionnellement à la quantité contenue dans un supplément de 10 p. 100 de lait de maïs cru. Le résultat du test effectué avec des tissus de carotte représenté dans le tableau 3.

Tableau 3

Action du lait de maïs cru et de celui dénaturé à la chaleur sur l'accroissement des tissus de carotte. Poids frais initial des explantats : 12 mg

Substance additionnée : lait de maïs	Nombre des fragments	Poids frais moyen		Poids sec moyen	
		mg	%	mg	%
Ø .....	16	38,6	100	5,5	100
10% .....	12	362,5	940	27,4	498
10% supernatant .....	16	230,5	598	27,7	504
10% sédiment .....	8	213,1	552	25,5	464

Le lait de maïs non fractionné a provoqué une croissance plus forte en poids frais que chacune des deux fractions prises séparément. Par égard au poids sec, l'aspect est différent : même séparément l'action des deux fractions s'est approchée de celle du lait non fractionné, et le supernatant a toujours provoqué un accroissement plus important que le sédiment. Des résultats analogues ont été obtenus dans les cultures d'embryons, avec cette seule différence que, comparé au sédiment, le supernatant agit encore plus favorablement sur la croissance des embryons que sur celle des cultures de tissus.

### Teneur du lait de maïs en auxine

Nos expériences sur la culture des embryons (25) nous ont convaincus que l'acide indol-acétique de l'ordre de  $10^{-6}$  mg/l agit très favorablement sur la croissance de l'embryon, tandis que l'acide indol-acétique de l'ordre de  $10^{-1}$  mg/l — comme nous le savons par la littérature — stimule fortement la prolifération des cultures de tissus, (tableau 2, et fig. 5).

Nos propres expériences démontrent que la teneur du lait de maïs en auxine libre est excessivement grande. Sur les chromatogrammes nous avons

réussi à démontrer en premier lieu la présence de l'acide indol-acétique dans l'extrait éthéré. Parfois on a aussi décelé la tache de deux autres substances présentes en quantité infime, l'une d'elles était probablement une matière colorante (d'une très grande valeur en  $R_f$ ), l'autre est apparue sous la tache de l'acide indol-acétique et n'a donné qu'une très faible réaction SALKOWSKI.

Nous basant sur les chromatogrammes sur papier et sur les déterminations effectuées avec le test-Papaver, nous avons trouvé que la teneur en auxine libre du supernatant du lait de maïs examiné, est équivalent à  $8 \times 10^{-2}$  mg/l. d'acide indol-acétique.

Nos expériences portant sur la culture des tissus ont montré que dans une solution nutritive renfermant 10 p. 100 de lait de maïs, la croissance s'améliore même si on ajoute de l'acide indol-acétique, bien que la teneur en acide indol-acétique dépasse l'optimum.

Tableau 4

Action corrélatrice de l'acide indol-acétique et du lait de maïs sur l'accroissement des tissus de carotte. Poids initial des explantats : 12 mg

Substance additionnée	Nombre des fragments	Poids frais moyen		Poids sec moyen	
		mg	%	mg	%
Ø .....	8	51,6	100	9,7	100
10% supernatant du lait de maïs .....	8	213,7	569	27,3	281
$10^{-7}$ mg/l IAA + supernat. LZ 10 % ..	8	298,8	579	30,8	318
$10^{-5}$ mg/l IAA + supernat. LZ 10 % ..	12	308,9	599	31,2	322
$10^{-3}$ mg/l IAA + supernat. LZ 10 % ..	8	338,5	656	35,1	362
$10^{-1}$ mg/l IAA + supernat. LZ 10 % ..	12	275,2	533	28,3	292

IAA = acide indol-acétique LZ = lait de maïs

### Fractions alcooliques

Si on ajoute à la solution nutritive la quantité des fractions de lait de maïs, traitées soit au butanol soit à l'éthanol, (3 de chaque) égale à celle qui aurait été introduite avec le lait de maïs à 10 p. 100, nous obtenons dans les cultures de tissus de carotte, les résultats figurant dans le tableau 5.

En comparant l'accroissement en poids frais, nous remarquons que la croissance obtenue sur un milieu additionné de lait de maïs cru, ne peut être atteinte avec aucune de ces fractions. Quant à l'accroissement en poids sec des carottes, la phase aqueuse de l'extraction par le butanol et la fraction traitée à l'éthanol sont supérieures au lait de maïs non fractionné.



Tableau 5

Action des fractions alcooliques du lait de maïs sur l'accroissement des explantats de carotte.  
Poids frais initial des explantats : 8,3 mg

Substance additionnée	Nombre des fragments	Poids frais moyen		Poids sec moyen	
		mg	%	mg	%
Ø .....	16	37,4	100	5,3	100
Lait de maïs 10 p. 100 .....	12	262,3	701	19,1	360
Phase butanolique .....	12	111,4	299	12,8	242
Phase aqueuse de l'extraction par le butanol .....	14	206,4	553	28,4	536
Protéine précipitée au butanol .....	12	148,2	398	17,9	338
Phase éthanolique .....	14	133,1	356	16,7	315
Phase à l'éthanol à 70 p. 100 .....	10	201,3	537	23,0	434
Protéine précipitée par éthanol .....	8	143,3	382	18,5	349

Au moyen de la chromatographie de partage sur papier nous avons démontré dans la phase butanolique la présence d'alanine, de valine, de glycine et de leucine, parmi lesquelles — comme nous l'avons vérifié au cours des expériences antérieures (25) réalisées sur des cultures d'embryons — l'alanine, la valine et la leucine peuvent aussi avoir leur part dans l'inhibition de la croissance.

### Précipité NEUBERG—KERB

Nous avons examiné avec des cultures d'embryons ainsi qu'avec des cultures de tissus, l'action que le précipité NEUBERG—KERB du lait de maïs exerce sur la croissance. Les expériences réalisées sur des cultures de tissus montrent (tableau 6), que le précipité NEUBERG—KERB à 1 p. 100 et même celui à 0,1 p. 100 stimule plus vigoureusement l'accroissement en poids frais des tranches de carottes que 10 ou même 20 p. 100 de lait de maïs ajouté au milieu. Par égard au poids sec la situation est différente : un milieu additionné de lait de maïs cru a donné un poids sec notablement plus grand que le précipité NEUBERG—KERB dans n'importe quelle concentration. Néanmoins il est surprenant qu'en poids sec la concentration de 0,01 p. 100 se montre la meilleure. En ajoutant de l'acide indol-acétique de l'ordre de  $10^{-1}$  mg/l. au précipité NEUBERG à 0,1 p. 100, l'activité s'intensifie. Dans tous les cas il a été constaté que le précipité NEUBERG—KERB renferme une substance de croissance plus active à l'égard des tissus de carotte, que l'hydrolysate de caséine.

Tableau 6

Action du précipité NEUBERG—KERB sur l'accroissement des tissus de carotte.  
Poids initial des explantats : 10 mg

Substance additionnée	Nombre des fragments	Poids frais moyen		Poids sec moyen	
		mg	%	mg	%
Ø .....	10	30,3	100	5,7	100
10% LZ .....	10	92,4	302	14,3	251
20% LZ .....	9	112,2	370	18,1	317
1% HC .....	9	46,3	154	6,9	121
0,1% HC .....	10	63,5	208	7,1	125
0,01% HC .....	10	54,7	179	8,0	140
1% NP .....	8	155,0	515	9,0	158
0,1% NP .....	10	125,3	416	9,0	158
0,01% NP .....	10	98,3	321	12,0	210
0,1% NP + IAA .....	10	127,1	423	9,5	167

LZ = lait de maïs ;  
HC = hydrolysate de caséine ;

NP = précipité NEUBERG—KERB ;  
IAA = acide indol-acétique.

Les résultats des essais effectués avec le précipité NEUBERG — KERB sur des embryons d'orge mûrs sont donnés dans le tableau 7.

Tableau 7

Test du précipité NEUBERG—KERB avec des embryons d'orge mûr

Substance additionnée	Nombre des plantes	Longueur de pousse		Longueur de racine		Poids frais		Poids sec à l'air	
		cm	%	cm	%	mg	%	mg	%
Ø .....	10	5,3	100	2,6	100	50,1	100	5,3	100
5% lait de maïs .....	10	6,7	126	1,3	50	77,4	155	9,2	174
0,5% précipité NEUBERG—KERB ..	10	10,3	194	1,7	65	107,6	214	10,6	200
1% hydrolysate de caséine .....	9	8,6	162	4,6	177	153,2	303	13,6	256

La croissance des pousses sur le précipité NEUBERG — KERB a été une fois et demie supérieure à celle obtenue sur du lait de maïs cru à 5 p. 100. La longueur de racines était à peu près identique dans le lait de maïs et dans le précipité NEUBERG — KERB préparé à partir de ce dernier, mais les racines étaient sensiblement plus courtes que sur les milieux de base dépourvus du maïs ou

de ses fractions. Fait remarquable : des racines trois fois plus longues se sont développées sur l'hydrolysate de caséine. Le précipité NEUBERG—KERB stimule mieux l'accroissement en poids frais que le lait de maïs, mais cette stimula-

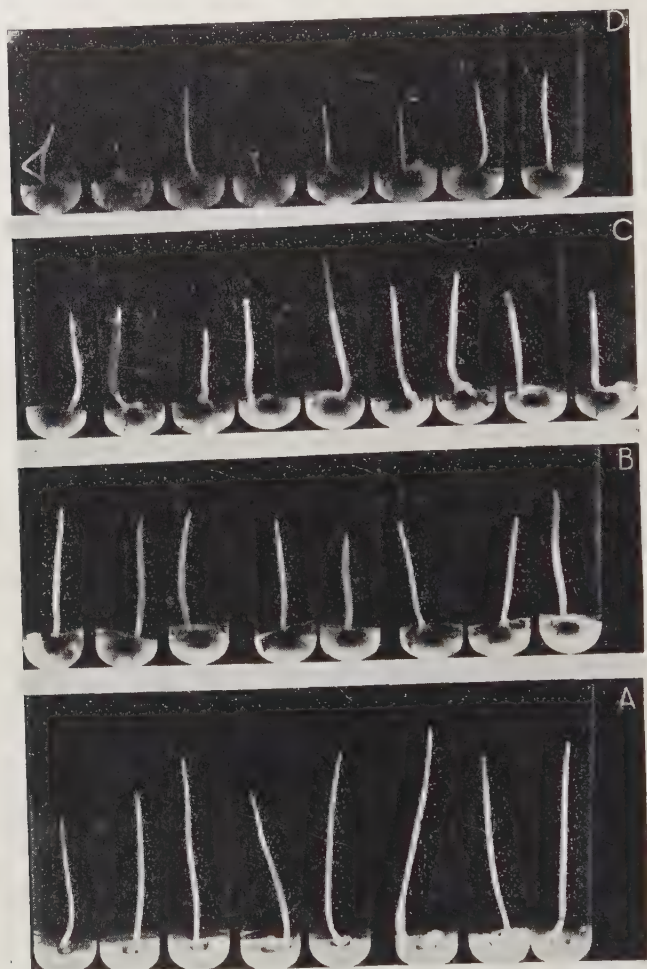


Fig. 6 Embryon d'orge d'une semaine en germination (A) sur du précipité NEUBERG—KERB, (B) sur du lait de maïs, (C) sur de l'hydrolysate de caséine, (D) sur un milieu de base sans aucune addition

tion n'atteint pas l'activité de l'hydrolysate de caséine à 1 p. 100. Par rapport au poids sec à l'air les résultats ont été analogues.

Les aspects caractéristiques de la croissance sont représentés aux figs. 6 et 7.





Fig. 7. Embryons d'orge développés après une culture de deux semaines (A) sur du précipité NEUBERG — KERB, (B) sur du lait de maïs, (C) sur de l'hydrolysate de caséine et (D) sur un milieu de base sans aucune addition

Nous avons déterminé par la chromatographie sur papier les acides aminés du précipité NEUBERG — KERB. Nous avons réussi à identifier les acides aminés apparaissant sur le chromatogramme visible à la fig. 8.

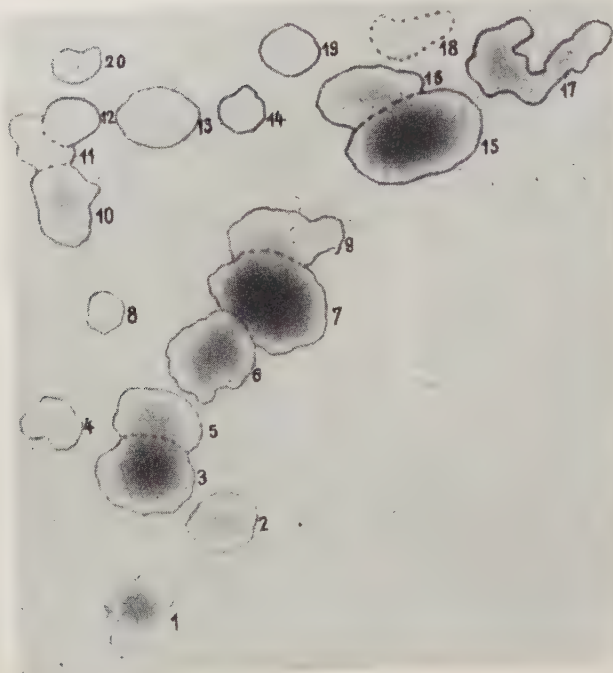


Fig. 8. Chromatogramme des acides aminés déterminés dans le précipité NEUBERG—KERB,

- |                     |                          |
|---------------------|--------------------------|
| 1. cystine          | 11. lysine               |
| 2. acide glutamique | 12. arginine             |
| 3. sérine           | 13. phénylalanine        |
| 4. acide aspartique | 14. tryptophane          |
| 5. glycine          | 15. valine               |
| 6. thréonine        | 16. méthionine           |
| 7. alanine          | 17. leucine (isoleucine) |
| 8. glutamine        | 18. ?                    |
| 9. tyrosine         | 19. proline              |
| 10. histidine       | 20. ?                    |

### Purification ultérieure du précipité NEUBERG—KERB

Les expériences réalisées sur les cultures de tissus ainsi que sur les cultures d'embryons ont révélé que l'action stimulante du lait de maïs sur la croissance ne peut se manifester complètement même dans le précipité NEUBERG—KERB en raison des substances inhibitrices inconnues. Les données publiées dans le tableau 5 montrent que le traitement à l'alcool est capable d'accroître l'activité du lait de maïs cru. À cet effet nous avons entrepris de continuer à purifier le précipité NEUBERG—KERB au moyen de l'extraction par le butanol et de l'extraction par l'éther. Avec l'extraction par le butanol nous avons réussi à éluer environ 10 p. 100 de la matière sèche. Dans l'extraire éthéré nous n'avons pas trouvé de matière en quantité mesurable. D'après la fig. 9 nous pouvons

établir que l'extraction par l'éther ainsi que l'extraction par le butanol augmentent l'activité du précipité NEUBERG — KERB, ce qui se manifeste en particulier par la croissance des racines. Sur un milieu additionné de précipité



Fig. 9. 1. Action du lait de maïs à 5 p. 100, 2. du précipité Neuberg—Kerb, 3. du précipité NEUBERG—KERB lavé au butanol, 4. du résidu après l'élution butanolique, 5. du précipité NEUBERG—KERB traité à l'éther, 6. du résidu après l'élution à l'éther, sur la croissance en longueur des pousses et de racine des embryons d'orge de deux semaines, si nous prenons pour 100 p. 100 la croissance de pousses et de racine cultivées sur un milieu additionné de lait de maïs

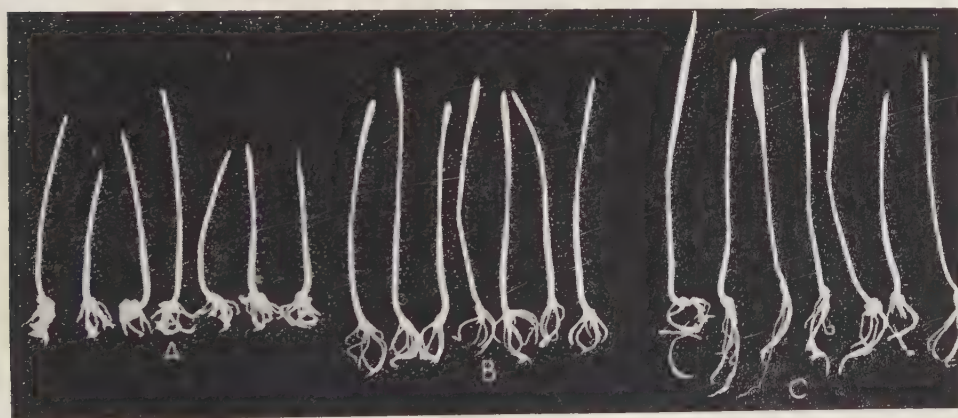


Fig. 10. Embryons d'orge de deux semaines ayant germé (A) sur du lait de maïs, (B) sur du précipité NEUBERG—KERB, (C) sur du précipité NEUBERG—KERB lavé à l'éther

NEUBERG — KERB traité à l'éther la racine de l'embryon de l'orge atteint une longueur double de celle cultivée sur le milieu nutritif renfermant 5 p. 100 de lait de maïs. Cet accroissement est une fois et demie plus grand, même comparé à celui obtenu sur le précipité NEUBERG — KERB original.

L'extraction par le butanol a donné un résultat analogue. Le graphique montre que la longueur de la pousse et de la racine s'est, par suite du traitement à l'éther et au butanol, accrue dans la mesure où les substances inhibi-



trices ont pu être éliminées au moyen des deux solvants. Il nous faut signaler que, les premiers jours de la germination, la substance traitée à l'éther a stimulé notablement le développement des plantules, et que celui-ci ne s'est ralenti qu'au cours de leur croissance ultérieure. Les résultats d'accroissement représentés à la fig. 9 dans un diagramme, sont aussi visibles sur les photographies de la fig. 10.

### Discussion

L'action stimulante des divers extraits végétaux sur la croissance a déjà été observée de longue date ; jusqu'ici on n'a toutefois pas réussi à isoler et à identifier exactement la substance active. Il n'est pas facile d'apprécier l'ensemble des essais des différents auteurs, car les divers procédés et tests pourraient difficilement être mis au même diapason. Dans nos essais portant sur la purification de la substance active du lait de maïs nous avons utilisé deux sortes de tests biologiques afin de vérifier s'il s'agit d'une substance de croissance capable de stimuler la croissance végétale en général (prolifération cellulaire, prolifération des substances cellulaires, elongation cellulaire).

À l'égard du test effectué sur des tissus de carotte nous n'avons pas complètement suivi la méthode de l'école GAUTHERET (13). Nous n'avons pas réussi à prélever sur les cultures de repiquage des explantats de grandeur uniforme. Par contre, il a été plus facile d'obtenir à partir du cambium frais des fragments assez petits, d'un poids initial presque identique et — par suite de la réduction de l'erreur standard — des résultats plus significatifs dans les expériences. Les explantats d'un poids inférieur (d'environ 10 mg.) — comme le signale DUHAMET (10) — sont plus susceptibles à l'action de la substance de croissance que celles d'un ordre de grandeur supérieur.

NÉTIEN et al. (21) trouvent que la teneur du lait de maïs en auxine est équivalente à l'acide indol-acétique de l'ordre de  $4 \times 10^{-5}$  g/ml., la teneur en auxine de notre propre lait de maïs, d'une origine toute différente, était à peu près la même ( $8,10^{-5}$ ). D'après NÉTIEN et BEAUCHESNE (20) le traitement à l'éther renforce l'action du lait de maïs, probablement par suite de l'élimination d'une partie des auxines. Il nous faut encore signaler que STEWARD et CAPLIN (29) ont observé l'interaction favorable du lait de coco et du 2,4-D. Par rapport à l'acide indol-acétique, dans les cultures de Topinambour et de Scorsonères, DUHAMET (9) confirme les constatations des chercheurs précédents, mais dans les cultures de tissus de carotte il n'a pas réussi à le prouver. En revanche, dans nos expériences il s'est trouvé que l'action du lait de maïs, ainsi que celle du précipité NEUBERG—KERB préparé à partir de ce dernier, a été intensifiée par l'addition d'acide indol-acétique, bien que d'ailleurs la teneur du milieu en auxine eût déjà dépassé l'optimum. Il est possible qu'en dehors de l'acide indol-acétique on ait été en présence d'une substance inhibitrice quelconque (éventuellement le Maisscutellumhemmstoff

de POHL (24)). Nos analyses chromatographiques n'ont pas pu, en dehors de l'acide indol-acétique, démontrer en quantités importantes d'autres dérivés de l'indol (c.f. FISCHER (12)).

NÉTIEN et al. (21) ont trouvé l'action de la fraction alcoolique du lait de maïs identique à celle du lait de maïs ; en revanche OVERBEEK et al. (32) ont, dans un cas, porté au double l'action du lait de coco par extraction au butanol. Par rapport à la substance de croissance du lait de coco, MAUNEY et al. (16) constatent dans certains cas, que l'extrait butanolique renferme une substance active, toutefois ils arrivent ensuite à la conclusion, qu'une substance active ne peut pas être extraite par le traitement au butanol. Nous avons réussi à réduire la quantité des substances inhibitrices par agitation avec l'alcool : fait prouvé par l'accroissement du poids sec.

Il est vraisemblable que le traitement à l'alcool modifie avantageusement la composition des acides aminés.

VAN OVERBEEK et al. (32) ont, avec l'acétate de plomb, précipité la substance de croissance du lait de coco, qui est active à l'égard des embryons de *Datura*, et après précipitation du plomb par l'acide sulfhydrique suivie par de lavages répétés à l'éthanol, ils ont réussi à l'enrichir de 170 fois. MAUNEY et ses collaborateurs (16) n'ont, en traitant l'extrait de l'amande du coco à l'acétate de plomb, obtenu que des fractions qui inhibent la croissance des tissus de carotte.

SHANTZ ET STEWARD (28) à l'aide de procédés différents : précipitation par l'acétate de mercure, traitement à l'acide sulfhydrique, extraction par l'éthanol et chromatographie sur colonnes de cellulose ont, dans 45 hl. de lait de coco, cristallisé trois substances ; ils n'ont cependant pas réussi à les identifier, et aucune d'elles n'a atteint l'activité du produit initial.

DE ROPP et ses collaborateurs (7) mélangent le lait de coco avec du charbon Nuhar, ils filtrent, et après lavage avec un mélange de chloroforme et de méthanol ils obtiennent deux fractions qui, étant donné leur action corrélatrice, ne sont vraiment actives que prises ensemble.

Au moyen de la précipitation NEUBERG — KERB, puis par l'électrodialyse du précipité, MAUNEY et al. ont purifié la substance extraite par l'eau de l'amande de coco. Cette purification a enrichi la substance active originale de 4350 fois ; mais ils ne parvinrent pas à obtenir un accroissement égal à celui atteint avec la substance initiale non purifiée. Cette purification poussée, est en somme, le résultat de leur méthode spéciale de test et de computation. C'est qu'ils apprécient l'accroissement en se basant uniquement sur le produit de la largeur et de la longueur des fragments, sans avoir recours à la pesée. Même les auteurs précités, qui ont étudié la purification du lait de coco et du lait de maïs, jugent l'accroissement des explantats de carotte en se basant tout au plus sur des pesées fraîches. Mais nos expériences ont révélé, que l'évaluation de l'accroissement à partir du poids frais n'est pas toujours exacte. La mé-

thode d'appréciation utilisée par MAUNEY et ses collaborateurs est encore plus incertaine que la pesée de la matière fraîche, et le calcul de l'activité donne en unités des résultats extrêmement divergents, dépendant de la concentration dans laquelle les substances ont été comparées. Ainsi par exemple si on étudie l'activité du précipité NEUBERG-KERB du lait de maïs dans une concentration à 1 p. 100, on trouve qu'elle est de 26 unités, par contre si la concentration est de 0,1 p. 100, nous obtenons, dans les cultures de tissus de carotte, une activité de 1760 unités.

NÉTIEN et BEAUCHESNE (20) ont obtenu la fraction la plus active du lait de maïs en traitant le dialysat à l'éther. Ce produit est plus actif que la substance initiale. L'action stimulante qu'il exerce sur la croissance, ils l'attribuent à l'action corrélatrice des acides aminés et de l'acide indol-acétique.

Les essais portant sur le lait de coco et sur le lait de maïs partent du principe que la partie la plus significative de la substance active réside dans une substance de nature analogue aux acides aminés. DE ROPP et al. (7) pensent que c'est l'interaction favorable des acides aminés et de l'auxine qui joue le rôle le plus important dans l'action du lait de coco. MAUNEY et al. (16) démontrent aussi quatre taches positives à la ninhydrine dans la fraction la plus active du lait de coco, mais ils ne les identifient pas avec la substance active. SHANTZ et STEWARD (28) ont réussi à cristalliser trois substances actives, qui cependant ne sont pas identiques aux acides aminés.

Dans le précipité NEUBERG—KERB nous sommes parvenus à démontrer vingt taches positives à l'égard de la ninhydrine, et à en identifier 18. (DUWICK (12) identifie 15 acides aminés dans l'endosperme du maïs laiteux.) Avec une petite différence, BEAUCHESNE et NÉTIEN (20) identifient également 18 acides aminés dans la fraction active. Les différences entre ces derniers et nos propres essais peuvent aussi s'expliquer par les diverses phases de développement des échantillons examinés. Il est cependant surprenant qu'on ait pu déceler la proline — infailliblement reconnaissable à sa couleur jaune — ainsi que la valine — cette dernière en quantité importante — bien que d'après BLOCH et BOLLING (3) ces deux acides aminés ne puissent pas être démontrés dans le précipité NEUBERG—KERB. D'après WOOLLEY et PETERSON (33) on doit aussi compter avec d'autres pertes.

### Conclusions

De nos essais, il nous est permis de conclure que dans les tests effectués sur les facteurs de croissance il ne suffit pas, pour établir une comparaison exacte entre l'activité des substances de croissance, de mesurer uniquement le changement enregistrable par l'élongation, l'accroissement en volume ou par le poids frais ; la détermination du poids sec est aussi indispensable.

D'après nos expériences et d'après les données de la littérature, il semble probable que la substance active du lait de maïs qui favorise la croissance est très semblable à la substance active du lait de coco.



Au moyen de la précipitation NEUBERG—KERB et du lavage à l'éther du précipité, nous avons réussi à préparer, à partir du lait de maïs, une fraction active qui agit mieux sur la croissance de l'embryon et des tissus de carotte que l'extrait laiteux cru. En se basant sur l'accroissement en poids des tranches de carotte, la substance active purifiée au moyen de ce procédé, s'est enrichie d'environ 150 à 200 fois ; de même elle a agi plus favorablement sur l'accroissement général des embryons d'orge (longueur des pousses et de la racine, et poids) que n'importe quelle quantité de lait de maïs.

Il est bien probable que les acides aminés constituent la partie importante des fractions actives (la précipitation NEUBERG—KERB elle-même est un procédé chimique servant à isoler les acides aminés), mais ces fractions renferment aussi de l'auxine. On peut supposer que le traitement au butanol peut amener une modification favorable de la composition des acides aminés, tandis que le traitement à l'éther peut diminuer la teneur en substance qui inhibe la croissance, et de ce fait intensifier son activité.

Nous tenons à remercier Mme ELISABETH B. GYÖRI qui a bien voulu vérifier la teneur du lait de maïs en auxine au moyen du test-*Papaver*.

#### LITTÉRATURE

1. BENNET-CLARK, T. A., TAMBIAH, M. S. et KEFFORD, N. P. : 1952. Estimation of plant growth substances by partition chromatography. *Nature*. **169**: 452—3.
2. BENNET-CLARK, T. A. et KEFFORD, N. P. : 1953. Chromatography of the growth substances in plant extracts. *Nature*. **171**: 645—7.
3. BLOCK, R. J. et. BOLLING, B. S. : 1951. The amino acid composition of proteins and foods. Thomas Illinois.
4. B. GYÖRI, E. : 1952. Auxinok hatása a mák gyökerének növekedésére. (Action des auxines sur la croissance de la racine de pavot.) *Növénytan Társaság Bot. Szakoszt. ülése*. (Conférence à la section de botanique de la Société phytologique.)
5. CAPLIN, S. M. et. STEWARD, F. C. : 1948. Effect of coconut milk on the growth of explants from carrot root. *Science*. **108**: 655—7.
6. CAPLIN, S. M. et. STEWARD, F. C. : 1948b. The effect of coconut milk on the growth of carrot cultures. *Amer. J. Bot.* **35**: 807.
7. DE ROPP, R. S., VITUCCI, J. C., HUTCHINGS, B. L. et WILLIAMS, J. H. : 1952. Effect of coconut milk fractions on growth of carrot tissue. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **81**: 704—5.
8. DUHAMET, L. : 1951. Action du lait de coco sur la croissance des cultures de tissus de crown-gall de vigne, de tabac, de topinambour et de scorsonère. *C. R. Soc. Biol.* **145**: 1781—3.
9. DUHAMET, L. : 1952. Action du lait de coco, d'hétéroauxines et de mélanges de ces substances sur la croissance de quelques tissus végétaux. *C. R. Soc. Biol.* **146**: 845—47.
10. DUHAMET, L. : 1953. Recherches préliminaires sur les variations du pouvoir de prolifération de cultures de tissus végétaux en fonction du poids de l'explantat ensemencé. *C. R. Soc. Biol.* **147**: 81—3.
11. DUWICK, D. N. : 1952. Free amino acids in the developing endosperm of maize. *Amer. J. Bot.* **39**: 656—61.
12. FISCHER, A. : 1954. Über die Papierchromatographische und Papierelektrophoretische Trennung von Indolderivaten. *Planta*. **43**: 288—314.
13. GAUTHERET, R. J. : 1942. Manuel technique de culture de tissus végétaux. Paris. Masson et Cie.
14. KENT, N. et BRINK, R. A. : 1947. Growth in vitro of immature *Hordeum* embryos. *Science*. **106**: 547—8.
15. KULESCHA, Z. : 1951. Recherches sur l'élaboration de substances de croissance par les tissus végétaux. Librairie Générale de l'Enseignement. Paris.

16. MAUNEY, J. R., HILLMAN, W. S., MILLER, C. O., SKOOG, F., CLAYTON, R. A. et STRONG, F. M. : 1952. Bioassay, purification and properties of a growth factor from coconut, *Physiol. Plant.* **5**: 485—97.
17. MOREL, G. : 1950. Sur la culture des tissus de deux Monocotylédones. *C. R. Acad. Sci.* **230**: 1099—1101.
18. NÉTIEN, G. et BEAUCHESNE, G. : 1952. Action d'un extrait liquide de maïs immatures (lait de maïs), sur la croissance des tissus de tubercules de topinambour cultivés in vitro. *C. R. Acad. Sci.* **234**: 1306—8.
19. NÉTIEN, G. et BEAUCHESNE, G. : 1953. Différentes substances de croissance décelées dans l'extrait laiteux de graines de maïs et étudiées sur cultures in vitro de tissus de tubercules de topinambour. *C. R. Acad. Sci.* **237**: 1026—8.
20. NÉTIEN, G. et BEAUCHESNE, G. : 1954. Essai d'isolement d'un facteur de croissance présent dans un extrait laiteux de caryopses de maïs immatures. *Union Internat. Sci. Biol. Premier Colloque Internat. sur la Physiologie des Cultures de tissus Végétaux. Briançon 14—21 juillet 1954. Ann. Biol.* **30**: 437—8 pp. Sep.
21. NÉTIEN, G., BEAUCHESNE, G. et MEUNTZER, Ch. : 1951. Influence du lait de maïs sur la croissance des tissus de carotte in vitro. *C. R. Acad. Sci.* **223**: 92—3.
22. NEUBERG, C. et KERB, J. : 1912. Über die Fällungsmittel für Aminosäuren. *Biochem. Ztschr.* **40**: 498—512. cit. Block et Bolling 1951.
23. NICKELL, L. G. : 1950. Effect of coconut milk on the growth in vitro of plant virus tumor tissue. *Bot. Gaz.* **112**: 225—8.
24. POHL, R. : 1952. Der Wuchsstoff/Hemmstoffproblem der höheren Pflanzen. *Naturwiss.* **39**: 1—8.
25. RÉDEI, G. : 1954. Gabona embryók in vitro nevelése. (Culture in vitro des embryons de céréale.) *Disszertáció.*
26. RÉDEI, G. et MME RÉDEI G. : 1955. Adatok a búza szemtermés fejlődéséhez. (Contributions sur le développement des caryopses de blé.) *Növénytermelés* **4**. No. 2. (Sous presse.)
27. ROBBINS, W. J. : 1952. Hybrid nutritional Requirements. (Voir Gowen, J. W. 1952. *Heterosis*. 114—23 pp. Iowa State College Press.)
28. SCHANTZ, E. M. et STEWARD, F. C. : 1952. Coconut milk factor : the growth-promoting substances in coconut milk *J. Amer. Chem. Soc.* **74**: 6133—5.
29. STEWARD, F. C. et CAPLIN, S. M. : 1951. A tissue culture from potato tuber : the synergistic action of 2,4-D and of coconut milk. *Science*. **113**: 518—20.
30. STINGL, G. : 1907. Experimentelle Studien über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen. *Flora*. **97**: 308—331.
31. VAN OVERBEEK, J., CONKLIN, M. E. et BLAKESLEE, A. F. : 1942. Cultivation in vitro of small *Datura* embryos. *Amer. J. Bot.* **29**: 472—7.
32. VAN OVERBEEK, J. SIJ, R. et HAAGEN-SMIT, A. J. : 1944. Factors affecting the growth of *Datura* embryos in vitro. *Amer. J. Bot.* **31**: 219—24.
33. WOOLLEY, D. W. et PETERSON, W. H. : 1937. The chemistry of mold tissue XIII. Isolation of some monoaminocarboxy and some monoaminodicarboxy acids from *Aspergillus sydowi*. *J. Biol. Chem. A*. **121**: 507—20. cit. Block et Bolling 1951.
34. ZIEBUR, N. K. et BRINK, R. A. : 1951. The stimulative effect of *Hordeum* endosperms on the growth of immature plant embryos in vitro. *Amer. J. Bot.* **38**: 253—6.

## ФАКТОР РОСТА МОЛОЧНОЙ КУКУРУЗЫ

[Б. ДЬЁРФФИ—Г. РЕДЕИ—Г. РЕДЕИНЭ]

### Резюме

Спрессованная молочная кукуруза in vitro сильно стимулирует как рост незрелых зародышей, так и разрастание тканевых культур моркови. Преципитат Нейбер—Керб кукурузного молока и его фракции, перемытые изобутиловым спиртом и эфиром, оказывают более благоприятное влияние на рост как зародыша так и ткани, чем исходный материал. Важнейшую роль в стимулирующем воздействии на рост, по всей вероятности, имеет 20 нингидрино-положительных веществ, выявленных хроматографическим методом, из которых 18 можно отождествить с аминными кислотами. Хроматографически определенное содержание индолуксусной кислоты тоже играет значительную роль. Фактор роста кукурузного молока по всей вероятности весьма похож на действующее вещество молока кокосового ореха или идентичен с последним.

# ZWEI BODENBLÜTEN AUF DER GROSSEN UNGARISCHEN TIEFEBENE

Von  
T. HORTOBÁGYI

*Botanisches Institut der Staatlichen Pädagogischen Hochschule, Eger*

(Eingegangen am 3. III. 1955)

Die chlorophyllhaltigen Mikroorganismen, die Algen, sind vornehmlich Wasserbewohner. Mit dem blossen Auge sind sie gewöhnlich unsichtbar, das geschöpfte Wasser hat den Anschein, als wäre es ganz rein, höchstens ist es etwas trübe. Manchmal können sich jedoch die Algen unter Einwirkung günstiger Umweltfaktoren, meteorologischer Verhältnisse in so starkem Ausmasse vermehren, dass sie das Wasser apfel-, smaragd-, graugrün, gelb, braun oder rot färben. In einem solchen Falle spricht man von einer Wasserblüte. In einzelnen Fällen wird die Oberfläche der Gewässer durch die Milliarden von Mikroorganismen geradezu breiartig. Die Wasserblüte zählt in den ungarischen stehenden Gewässern — insbesondere in der Grossen Ungarischen Tiefebene — nicht zu den seltenen Erscheinungen.

Mehrere Algen halten sich auch gerne auf den feuchten, mit Wasser reichlich durchtränkten Böden auf. Ihre massenhafte Vermehrung gehört allerdings schon zu den seltener beobachtbaren Erscheinungen. In der ungarischen Literatur werden bedeutend weniger Fälle von Bodenblüte als von Wasserblüte erwähnt. Im nachfolgenden sei über zwei auf solchem feuchtem Boden auftretenden Massenvegetationen berichtet.

Die eine Bodenblüte wurde vom Verfasser am 24. September 1953 auf einer Sandbank der Donau, nördlich von Baja beobachtet. Die westliche Seite des feuchten Ufers war in etwa 500 bis 600 m Länge und 5 bis 15 m Breite wunderschön smaragdgrün gefärbt. Diese Färbung wurde durch die Massenvegetation von *Botrydium granulatum* (L.) Grev. verursacht. Eine andere Pflanze kam auf der Bodenoberfläche nicht vor. Das Wasser zwischen den Sandkörnern enthielt natürlich auch andere Algen (Hygropssammon).

Die zweite Bodenblüte wurde von E. DONÁSZY wahrgenommen, der auch das Material sammelte. Gegen die Mitte des natronhaltigen Szelidi-Sees war das feuchte Sandufer grünlich gefärbt. Das Prüfungsmaterial stammt vom 9. Oktober 1951. Die Temperatur der Luft betrug 10°C, die des Wassers 13,5°C. An der Bodenblüte nahmen ausser den Kieselalgen insgesamt sieben Organismen teil. Die Artenzahl der in der Phytozönose vorkommenden Kiesel-



algen ist unbedeutend. Die prozentuale Verteilung der einzelnen Pflanzen in der Phytozönose war die folgende :

<i>Raphidonema sempervirens</i> Chod(?).....	81,—%
<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm .....	7,5 %
<i>Stichococcus minor</i> Näg. sec. Chod .....	7,—%
<i>Raphidonema brevirostre</i> Scherf(?) .....	3,—%
<i>Bacillariophyceae</i> .....	1,—%
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> var. <i>klebahnii</i> Elenk .....	0,3 %
<i>Colacium vesiculosum</i> Ehr.....	0,1 %
<i>Scenedesmus acutus</i> (Meyen) Chod .....	0,1 %
Insgesamt	100,—%

Verteilung der taxonomischen Gruppen in der Phytozönose :

<i>Cyanophyta</i> .....	7,8 %
<i>Euglenophyta</i> .....	0,1 %
<i>Bacillariophyceae</i> .....	1,—%
<i>Chlorophyceae</i> .....	91,1 %
Insgesamt	100,—%

Die Bodenblüte war also eine Massenvegetation von Chlorophyceen. Von den vier Grünalgenarten sind drei zahlenmässig von Bedeutung, und sie gehören alle in die Ordnung Ulotrichales der Grünalgen. Die bedeutendste unter ihnen ist *Raphidonema sempervirens* Chod. (?), die aus Ungarn bisher nicht bekannt war. Die Zellen der in den Bodenblüten vorkommenden Fäden sind gerade oder ein wenig gebogen. Sie verdünnen sich gegen ihre beiden Enden zu oder bloss gegen das eine Ende zu, doch enden sie in einer stumpfen Spitze. Selten sind auch ovale Zellen zu sehen (Abnormität?). Schleimhüllen um die Organismen konnten nicht beobachtet werden. Die Zellen sind 6—14  $\mu$  lang und 2,3 bis 2,8  $\mu$  breit. Laut der Beschreibung von CHODAT beträgt die Länge der Zellen im allgemeinen 10 bis 15  $\mu$  (Abb. 4—6).

*Raphidonema sempervirens* Chod. gedeiht am feuchten Sandufer des Szelidi-Sees, sie findet hier ihren optimalen biodynamischen Raum. Von hier strahlt sie gegen die Mitte des Sees aus. Ihre sämtlichen Vorkommen befanden sich in der Nähe des Sammelortes Nr. 466 der Bodenblüte. Sie kam auch in der Sammelprobe Nr. 463 vor, die das der Bodenblüte vorangehende Material des freien Wassers vom 9. Oktober enthielt. Sie lebte im freien Wasser noch im Mai (Probe Nr. 426). Kommt auch im horizontalen Plankton der aus der Mitte des Sees stammenden Probe Nr. 420 vom 25. April vor. Sie wurde auch in der Probe Nr. 413 gefunden, die das Filtrat der Pfützen in der grossen Krümmung des südlichen Seeufers war. Die Tiefe der Pfützen betrug 1 bis 2 cm. Die Sammlung erfolgte am 24. April. Das letzte Vorkommen wurde am 22. März gegen die Mitte des Sees zu, im gegenüberliegenden Röhricht beobachtet (Probe Nr. 411).

An den vorerwähnten Standorten ist sie im freien Wasser sehr selten, und ihr Vorkommen lässt sich nur in hundertstel Prozents ausdrücken. Im Röhricht bildet sie 0,5% der Phytozönose. In den Pfützen entlang dem Ufer

bildet sie 2,5% der Population. Laut unserer bisherigen Beobachtungen scheint sie ein das kalte Wasser bevorzugender, stenothermischer Organismus zu sein.

Im November verschwand die Bodenblüte. In der von demselben Ort herrührenden Probe war keine Spur von *Raphidonemae* und von *Stichococcus* zu finden. Auch in anderen Biotopen des Sees kamen sie nicht vor.

Die dritte quantitativ charakteristische *Chlorophyceae* ist *Raphidonema brevirostre* Scherffel (?) war, aus Ungarn bisher ebenfalls unbekannt. W. HEERING erwähnt bloss die Tátraer Angaben des hervorragenden ungarischen Forschers A. SCHERFFEL. Sie wurde vom Verfasser am 22. März, gegen die Mitte des Sees, im Röhricht des Nordufers (Probe Nr. 411), in den 1–2 cm

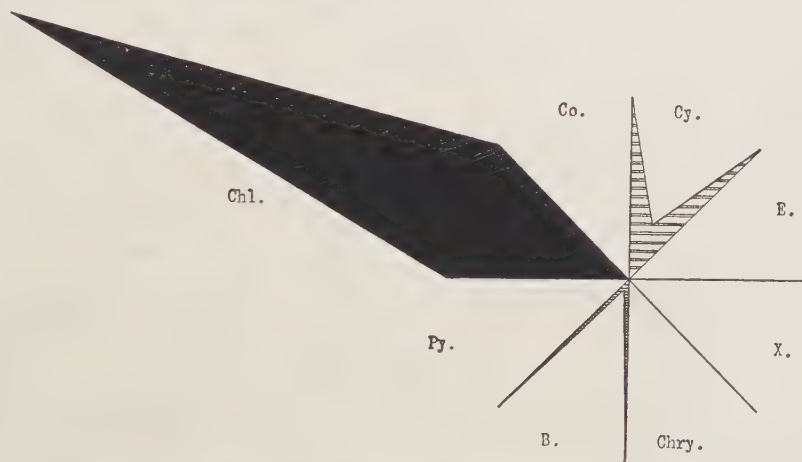


Abb. 1. Das Phytodiagramm der Bodenblüte am Ufer des Szelidi-Sees am 9. Okt. 1951

tiefen Pfützen der grossen Krümmung des Südufers (Probe Nr. 413), im Mai im Plankton des offenen Wassers an der nordöstlichen oberen Biegung des Sees (Probe Nr. 437) angetroffen. Ausser der Bodenblüte ist sie auf sämtlichen Standorten ein zönoxenes Glied der Phytozönose. Auch diese Grünalge gedeiht gut auf den feuchten Sandufern. Sie ist gleichfalls ein das kältere Wasser bevorzugender stenothermischer Organismus (Abb. 1–3).

Die Beschreibung der Pflanze stimmt mit der von SCHERFFEL überein. Die Fäden sind zigarrenförmig, gerade oder etwas gebogen und verschmälern sich allmählich gegen ihr Ende zu. Der Faden kann aus 1 bis 16 Zellen bestehen. Die Zellwände sind nicht deutlich sichtbar. Die Länge der blassgrünen Zellen beträgt 20 bis 53  $\mu$ , die Breite 3,7 bis 5,3  $\mu$ . Unter den Exemplaren des Szelidi-Sees kommen auch kürzere Zellen als die in den Angaben von SCHERFFEL erwähnten vor. Laut SCHERFFEL beträgt die Länge der Zellen 40 bis 72  $\mu$ .

Über das Vorkommen von *Raphidonema sempervirens* Chod. teilt HEERING im 6. Heft der PASCHERSchen Süßwasserflora (1914 : 54) folgendes mit : «Aus dem Wasser mehrerer Sümpfe bei Genf in Kultur genommen (CHODA)».

Das Vorkommen im Szelidi-See ist im grossen und ganzen ähnlicher Art : auf sich versumpfendem, feuchtem Sandufer.

Es liesse sich die Frage aufwerfen, ob es sich hier nicht bloss um die aus einigen Zellen bestehenden in Entwicklung begriffenen Formen irgendeiner fadenförmigen *Chlorophyceae*-Art, eventuell der Art *Stigeoclonium* handelt? Am 9. Oktober 1951 bildete *Raphidonema sempervirens* 81% der Vegetation der Wasserblüte, ihre sämtlichen Individuen waren den Zeichnungen 4—6 der nachstehenden Abbildung ähnlich. Die Fäden bestanden höchstens aus zwei Zellen. Von den *Chlorophyceae*-Arten kam in der Bodenblüte, ausser *Raphidonema* und *Stichococcus* bloss *Scenedesmus acutus* (Meyen) Chod. vor. Es wurde kein einziges Exemplar einer anderen fadenartigen Grünalge, insbesondere keines von *Stigeoclonium* angetroffen. So scheint denn kein Grund zu bestehen

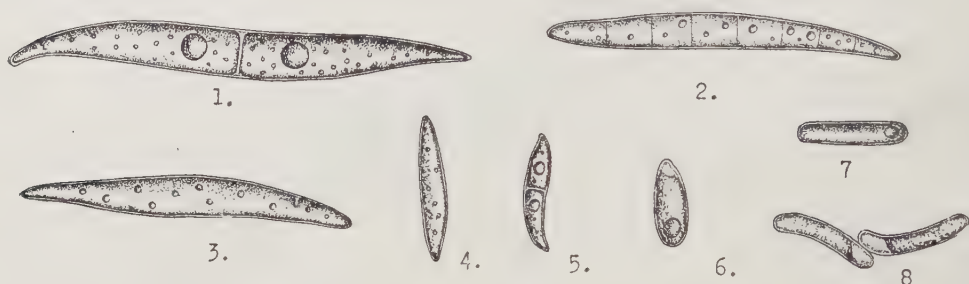


Abb. 2. 1-3: *Raphidonema brevirostre* Scherffel, 2000  $\times$ . — 4-6: *Raphidonema sempervirens* Chood., 2000  $\times$ . — 7-8: *Stichococcus minor* Näg. sec. Chod., 3000  $\times$ .

sie nicht für die von HEERING als *Raphidonema sempervirens* beschriebene Pflanze — höchstens mit einem Fragezeichen — zu halten.

Unserer Meinung nach ist weder die Anwesenheit noch die Abwesenheit der Pyrenoiden ein für jede Gattung entscheidendes taxonomisches Merkmal. So enthalten z. B. nach BRUNTHALER die Zellen von *Tetrastrum staurogeniaeformis* (Schröd.) Lemm. keine Pyrenoiden (PASCHER: Süsswasserflora, H. 5. Jena, 1915 : 177). Laut AHLSTROM und TIFFANY können sie Pyrenoiden enthalten, doch können diese auch fehlen (The Algal Genus Tetrastrum. — American Journal of Bot. Vol. 21. No. 8. Brooklyn, 1934). Ähnliche Beobachtungen wurden auch anlässlich unserer Sammlungen in Balatonboglár gemacht. Die meisten Zönobien enthielten Pyrenoiden.

*Raphidonema sempervirens* kam im Oktober und Mai auch in dem aus den vertikalen Sammlungen stammenden Oberflächenplankton des freien Wassers vor, doch lebten ausser *Oedogonium* und *Stichococcus* sowie einer *Cladophora* während des ganzen Sammeljahres keine anderen fadenartigen Grünalgen in der Phytozönose.

Im horizontalen Plankton des freien Wassers (von einem Kahn aus gesammelt) wurde sie einmal, u. zw. im April angetroffen; in diesem Monat



wurden ausser ihr bloss die Grünalgen *Stichococcus* und *Ulothrix tenerrima* Kütz. gefunden.

Sie lebte noch im April in den Pfützen am Uferrand, in der Phytozönose fanden sich aber ausser den *Raphidonemen* keine anderen fadenartigen Algen. Schliesslich sei erwähnt, dass ihr Vorkommen im Röhricht im März ganz ähnlich war: die fadenartigen Grünalgen waren durch *Raphidonemen* und *Stichococcus* vertreten. Nach alldem ist es unwahrscheinlich, dass wir jene andere fadenartige Algenart nicht gefunden hätten, deren etwaige Entwicklungsformen die beschriebenen Pflanzen wären.

Seltener als das Vorkommen von *Raphidonema sempervirens* ist das von *Raphidonema brevirostre* Scherffel. In bezug auf Pyrenoiden kamen auch hier Formen mit und ohne Pyrenoiden vor. Ausser *Stichococcus* konnten an keiner der Sammelstellen des Szelidi-Sees andere fadenartige beobachtet werden.

*Chlorophycea Stichococcus minor* Näg. sec. Chod. ist mit 7% an der Bodenblüte beteiligt. Auch diese Alge wurde aus Ungarn noch nicht beschrieben. Die Pflänzchen sind in der Regel einzeln zu finden, selten sind aber auch zwei oder mehrere Zellen zusammen sichtbar, die dann kurze Fäden bilden. Die kurzen Fäden zerfallen sehr leicht in einzelne Zellen. Die Chloroplasten liegen an der Innenseite der Zellwand und füllen die Vakuole nicht ganz aus. Die Länge der Zellen des Pflänzchens beträgt 7 bis 8  $\mu$ , die Breite 1,5–2  $\mu$ . Sie sind schlanker und länger als die Individuen von *Stichococcus bacillaris* Näg. (Vgl. HEERING, p. 49, fig. 64, 65, 67) (Abb. 7–8).

*Stichococcus minor* ist in der Bodenblüte nicht mit dem höchsten Prozentsatz an der Phytozönose beteiligt. Sie ist der typischste Mikroorganismus des Planktons des freien Wassers in der Probe Nr. 454 von 24. Juli und bildet 66% der Phytozönose. Diese Sammlung erfolgte im mittleren Teil des Sees in der Nähe des Südufers. In einer, am selben Tag ebenfalls im mittleren Teil des Sees, aber quer durch diesen hindurch ausgeführten Sammlung machte sie nur 2% der Phytozönose aus (Probe Nr. 455). Im südlichen, seichterem Teil des Sees kommt sie in der Probe Nr. 464 vom 9. Oktober mit 2% vor. An der Bodenblüte in Probe Nr. 466 nahm sie mit 7% teil. In der vertikalen Sammlung (Probe Nr. 474) vom 9. Oktober, die in der Mitte des Sees in 4 m Tiefe durchgeführt wurde, war ihr Vorkommen äusserst spärlich, ihre Anwesenheit erreichte kaum ein zehntel Prozent. In dem aus der Gegend der Seemitte stammenden Plankton des freien Wassers (Probe Nr. 476 vom 4. Dezember) kommt sie kaum vor. In der horizontalen, am 4. Dezember gesammelten Planktonprobe Nr. 479 aus dem freien Wasser beträgt ihr Anteil 1%. Diese Sammlung fand in der südlichen Hälfte des Sees in der Nähe der grossen Krümmung statt.

*Stichococcus minor* scheint eher ein Organismus des freien Wassers zu sein. Das warme Wasser des Monats Juli hatte seine mächtige Vermehrung zur Folge, doch konnte diese Alge im August nicht mehr vorgefunden werden.

Unserer Meinung nach ist sie eine ein mässig warmes Wasser bevorzugende Alge.

Die vierte Grünalge, *Scenedesmus acutus* (Meyen) Chod. ist eine zönoxene Pflanze der Phytozönose und der Bodenblüte.

Ausser den drei Grünalgen nahm noch eine weitere Pflanze mit einer beträchtlichen Individuenzahl an der Phytozönose teil, u. zw. die Blaualge. *Lyngbya limnetica* Lemm. Trotzdem sie 7% der Organismen umfasst, ist sie höchstens ein zönophiler Organismus der Bodenblüte. Übrigens ist diese *Cyanophyceae* ein zönophiler Organismus auch des freien Wassers. Die übrigen an der Bodenblüte beteiligten Algen sind dagegen zönoxene Mitglieder der Phytozönose.

#### LITERATUR

- CHODAT, R. : 1926. *Scenedesmus*. Extrait de la Revue d'Hydrologie III Année No. 3/4. Aarau.  
 GEITLER, L. : 1930—1932. *Cyanophyceae* (Blaualgen). — In RABH.'s Krypt.-Fl. Leipzig.  
 HEERING, W. : 1914. *Chlorophyceae* III. — In Paschers Süssw. — Fl. H. 6. Jena.  
 HORTOBÁGYI, T. : A Szelidi-tó növénygyűjtései. Kézirat (in litt.). (Die Mikrophytozönosen des Szelidi-Sees.)  
 LEMMERMAN, E., PASCHER, A. : 1913. *Flagellatae* II. — in PASCHERS Süssw. — Fl. H. 2, Jena.

#### ДВА СЛУЧАЯ ЦВЕТЕНИЯ ПОЧВЫ НА БОЛЬШОЙ ВЕНГЕРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Т. ХОРТОБАДЫ

#### Резюме

В Венгрии часто встречается цветение воды, вызванное благоприятствующими обстоятельствами и метеорологическими условиями. В Венгерской литературе упоминаются яблочно-зеленое, изумрудно-зеленое, серозеленое, желтое, коричневое и красное цветения воды. Цветение почвы же относится к более редким явлениям.

Такую, появляющуюся на сырой земле массовую вегетацию автор наблюдал 24-го сентября 1953 года, на севере от г. Байа, на мели Дуная. На западной стороне песчаной отмели, длиной приблизительно в 500 · 600 м и шириной в 5 · 15 м миллиарды особей вида *Btrydium granulatum* (L.) Græv. образовали прекрасный изумрудно-зеленый ковер. Другие растения не встречались на данной поверхности.

Второй случай цветения почвы автор наблюдал в октябре 1951 г. на сыром песчаном берегу засоленного озера Селид. В цветении почвы участвовали кроме видов *Bacillariophyceae* еще 7 организмов. Число видов *Bacillariophyceae* невелико. Соотношение отдельных микроорганизмов в фитоценозе приведено на таблице I в венгерском тексте. Цветение почвы определенно представляло собой массовую вегетацию видов из порядка *Ulothrichales*. Преобладающими растениями были два вида *Raphidonema* и вид *Stichococcus*. Вид *R. sempervirens* SNOB (?) размножался больше всего на влажном песчаном берегу и отсюда распространялся по направлению к середине озера. Этот вид, по всей вероятности, является stenotherмным организмом, предпочитающим холодную воду. В ноябре автор не обнаружил на этом месте ни цветения почвы, ни этих характерных организмов. Из биотопов озера вид *R. brevirostre* SCHERFFEL (?) также предпочитает влажный песчаный берег. В фитоценозе цветения почвы вид *Stichococcus minor* NAG. sec. SNOB. участвовал не в наибольшем процентуальном соотношении. Он является преобладающим растением фитоценоза планктона открытой воды. Так в июле его соотношение достигало 66 процентов. По всей вероятности, это организм открытой воды, растение, предпочитающее умеренно теплую воду.

Вид *Lyngbya limnetica* Lemm. не имеет большого значения в цветении почвы и представляет собой ценофильный и эвритопный водоросль озера.

# THE AUTUMNAL MASS DEATH OF FISH IN THE FISH-POND OF FEHÉRTÓ NEAR SZEGED AND THE PHYTO-CENOSIS OF THE POND

By  
T. HORTOBÁGYI

*Department of Botany of Pedagogical College Eger, Hungary*

(Received 3. III. 1955)

Among the blue algae (*Cyanophyta*) organisms occur frequently which, when appearing in masses, bring about the death of fish. One or several blue algae which multiply at an incredible rate lend a characteristic bluish-green or applegreen colour to the water. This is called waterbloom. The sudden appearance in large quantities of the minute producers = the constructive microorganisms, may considerably upset the biological equilibrium in the life of ponds. Due to the effect of the over-strong summer light and shading respectively, assimilation decreases and dissimilation increases, the production of  $O_2$  diminishes, while the production of  $CO_2$  shows an upward tendency.

The organisms appearing in the waterbloom are situated almost side by side and, in accordance with the rate of mass production, they colour thinner or thicker layers of water. In the warmer months it is only in the late morning and in the afternoon hours that the organisms located in the neuston membrane on the water surface benefit from the optimum assimilative light intensity. At midday light intensity exceeds the optimum level required for assimilation. At such a time  $O_2$  production decreases, while dissimilation, the  $CO_2$  content of the water increases. The algae situated on the surface are shading those located below them. Thus even in the late morning and in the afternoon hours only light intensity below optimum is available for these organisms. Only at noon may the algae on the surface get a favourable amount of light and at this time they produce  $O_2$  abundantly. The assimilative activity of constructive plants situated deeper may completely cease owing to the effect of the intense shading caused by the masses of microorganisms living above them, and in the course of the whole day they can consume only  $O_2$ . They cannot assimilate but produce  $CO_2$ . Added to this is the considerable destruction of individuals due to over-multiplication. The process of decomposition concomitant with decreased assimilation is more extensive than normally. Deficiency of  $O_2$  which may induce the mass death of fish, presents itself in the biodynamic space.

In September, 1954 the lack of  $O_2$ , arisen in this way and in consequence the mass death of fish could be observed in the fish-pond number X of Fehértó



in the vicinity of Szeged. Fehértó by Szeged is the most extensive sodic lake of the Great Hungarian Plain; it is a lake of the sodium-carbonate-hydrocarbonate type. The fish-ponds were established in 1932–33. The ponds are filled with mixed water, which, on the one hand, consists mostly of water coming from sodic territories and, on the other, of warm water originating in artesian wells.

Table

The change in  $O_2$  in the fish-pond number X of Fehértó by Szeged, on the day of collection, September 6, 1954, according to the measurements made by E. WOYNÁROVICH

Date	Hour	$O_2$ mg/litre			Water temperature ° C	Relative $O_2$ content %
		Surface	Bottom	Average		
1954 IX. 6	5,—	—	—	0,1566	22	1,78
	7,30	—	—	0,4386	22	5,01
	12,30	—	—	5,5146	23	65,6
	18,—	22,906	13,974	18,4400	24	222,2

E. WOYNÁROVICH observed in the fish-pond number X the mass death of fishes caused by waterbloom. He sent me his collected samples for investigation. The organisms found in the sample were as follows:

### Cyanophyta

1. *Microcystis flos-aquae* (Wittr.) Kirchn.
2. *Microcystis parasitica* Kütz.
3. *Aphanocapsa endophytica* G. M. Smith — many lived in the mucilage sheath of *Microcystis flos-aquae*.
4. *Anabaenopsis Nadsonii* Woronichin.

The filaments, apart from a few specimens, contain gas vacuoles, 5–5,6  $\mu$  in width. The heterocysts are globular, 5–5,6  $\mu$  in diameter, the plasma is homogeneous but it may also contain gas vacuoles. The resting spore is globular, 11,2–18  $\mu$  in diameter. It is larger than the data of GEITLER. Its content is homogeneous but it may also contain gas vacuoles. The windings of the colony number 4 to 6.

According to WORONICHIN's (1929) description of species, the vegetative cells of *Anabaenopsis Nadsonii* are devoid of gas vacuoles or, else, they contain only a few, rarely several ones. Neither WOROCHININ nor GEITLER and HUBER—PESTALOZZI mention gas vacuoles in the heterocysts and resting spores. Nor have we found data referring to them in the recent work of HOLLERBACH—KOSINSKAIA—POLIANSKI on the blue algae of the Soviet Union.

The fact that in the fish pond number X of Fehértó by Szeged the majority of cells contain gas vacuoles and that gas vacuoles might occur even in the heterocysts and resting spores, appears to indicate on the one hand the older age of the colonies and, on the other, the increasing anaerobe conditions; mainly B. VESZPRÉMI observed in the plant *Anabaenopsis Arnoldii* Aptekarj that «about the end of the vegetation period the whole cell in the older filaments fills with gas bubbles». (1949.) According to CANABAEUS (1929) and GEITLER (1930, 1936) anaerobe conditions i. e. such promoting fermentation (lack of O<sub>2</sub>, darkness) may induce the formation of gas vacuoles. VESZPRÉMI also mentions that by intramolecular respiration, owing to the lack of O<sub>2</sub>, gas vacuoles appear in the plasma and their content may be considered as fermentation gases.

5. *Anabaena constricta* (Szafer) Geitler
6. *Anabaena aphanizomenoides* Forti

The trichomae live singly, they are straight. 3—7 '' in width. According to FORTI the filaments are 4—5 '' in width. The cells are crowded with gas vacuoles. The heterocysts are elliptical, 5,6—7,8 '' in length, 5—6 '' in width. The diameter of the globular resting spores with smooth, colourless walls is 8,4—9  $\mu$ . They are apparent on one or on both sides of the heterocysts, singly or by two. GEITLER reports it solely from a lake in Anatolia. It has not yet been reported from Hungary.

7. *Anabaena spiroides* Klebahn
8. *Oscillatoria limnetica* Lemm.
9. *Oscillatoria species*

#### Euglenophyta

10. *Euglena pisciformis* Klebs
11. *Euglena acus* Ehr.
12. *Euglena polymorpha* Dang.
13. *Phacus pyrum* (Ehr.) Stein

#### Chrysophyta

##### Bacillariophyceae

14. *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz.
15. *Bacillariophyceae species*

#### Chlorophyta

##### Chlorophyceae

16. *Oocystis lacustris* Chod.
17. *Oocystis borgei* Snow
18. *Tetraedron schmidlei* (Schröd.) Lemm.
19. *Scenedesmus falcatus* Chod.
20. *Scenedesmus arcuatus* Lemm.
21. *Scenedesmus armatus* var. *typicus* Chod.
22. *Scenedesmus quadricauda* Chod.
23. *Actinastrum hantzschii* Lagerh.

24. *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schröd.) Lemm.
25. *Dictyosphaerium ehrenbergianum* Naeg.
26. *Dictyosphaerium pulchellum* Wood
27. *Ankistrodesmus falcatus* var. *acicularis* (A. Br.) G. S. West
28. *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis* G. S. West
29. *Ankistrodesmus falcatus* var. *mirabile* W. et W.
30. *Ankistrodesmus convolutus* Corda
31. *Ankistrodesmus setigerus* f. *minor* G. S. West
32. *Ankiostrodesmus* sp.

The qualitative distribution of the 32 kinds of organisms present in the waterbloom was as follows :

<i>Cyanophyta</i> .....	9
<i>Euglenophyta</i> .....	4
<i>Chrysophyta, Bacillariophyceae</i> .....	2
<i>Chlorophyta, Chlorophyceae</i> .....	17
Total :	32

The quantitative conditions reveal quite a different picture. 99,5 per cent of the phytocenosis is constituted of three *Cynophyceae*, the remaining 0,5 per cent of 29 kinds of algae. Even in this 0,5 per cent, blue algae are the most significant.

### Quantitative conditions

In one litre of drawn water there lived :

<i>Anabaenopsis nadsonii</i> .....	16 400 000 = 48,—%
<i>Anabaena aphanizomenoides</i> .....	14 000 000 = 41,—%
<i>Anabaena spiroides</i> .....	3 600 000 = 10,5 %
<i>Others</i> .....	170 000 = 0,5 %
Total	34 170 000 = 100,—%

*Bacillariophyceae* were present in a very small number. Accordingly the waterbloom was definitely a *Cyanophyta* waterbloom. Quantitatively *Anabaena aphanizomenoides* was the most significant plant, though the number of its individuals and thus its percentage distribution in the phytocenosis fell short of that of *Anabaenopsis*, but its filaments are generally longer, pluricellular and contain more living substance. *Anabaena spiroides*, on the other hand, is more significant in the life of the phytocenosis than it would appear on the strength of its numerical data, this being due to the fact that its filaments form several spirals and are longer than the trichomae of *Anabaenopsis nadsonii*, yet it is placed third only. The phytocenosis is an unfavourable feeding ground for fish.

*Anabaena aphanizomenoides* is the new *Cyanophyceae* of Hungary. *Anabaenopsis nadsonii* was found up to now in the lake of Szelid. There it is the characteristic plant of the superficial horizontal seston of the open water. In the course of the year it constitutes on an average 1,5 per cent of the phytocenosis.



It multiplies in the late spring and early summer months. It is the eurythermic alga of the lake which lives with preference in the polluted parts of the water. It seems to be the cenobiontic organism of the lake of Szelid. In the vertical collections of the lake it shows a larger average of percentage: 3 per cent. *Anabaena spiroides* is a well known plant in Hungary. According to E. KOL: «Diese bilden den grössten Teil der *Cyanophyceen* Wasserblüte der Natronseen» (1931). (They constitute the largest part of the *Cyanophytae* waterbloom of sodic lakes.) It was an accessory member of the waterbloom observed in June 1949 in the fish pond number II of Zimona (HORTOBÁGYI, 1950). The other concomitant plants of the waterbloom in Fehértó are not unknown in the waters of Hungary, the majority of them are common plants occurring at many places.

The mass production of *Anabaenopsis* led also elsewhere to the mass death of fish in Hungary. B. VESZPRÉMI reports that by the end of August 1943, the waterbloom of another species, i. e. of *Anabaenopsis arnoldii* Aptekarij became so extensive that ... «algae could be practically ladled by the thousand millions» (1949). This over-multiplication led eventually to the mass death of fish.

Also according to VESZPRÉMI the lack of  $O_2$  was the immediate cause of the mass death of fish.

The death of fish in great quantities brought about by such a mass production occasioned a great shortage in the yield of our fish-ponds. This could have been prevented if the water of our fish-ponds had been subjected to a systematical biological analysis. On the basis of the general surveys to be obtained the proliferation of weeds in the fish-ponds and consequently the mass death of fish could be eliminated.

#### REFERENCES

1. BRUNNTAHLER, J. — LEMMERMAN, E. — PASCHER, A.: (1915). Chlorophyceae II. — in Paschers Süsw. — Fl. 5. Jena.
2. CHODAT, R.: (1926). Scenedesmus. Extrait de la Revue d'Hydrologie III. Année. No. 3/4. Aarau.
3. GEITLER, L.: (1930—32). Cyanophyceae (Blaualgae) — Rabh.'s Krypt. — Fl. Leipzig.
4. Голлербах, М. М. — Косинская, Е. К. — Полянский, В. И.: Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Москва 1953.
5. HORTOBÁGYI, T.: (1950). Magyarország halastavainak mikrovegetációja. I. Vízvirágzás a Barcsi Erdőgondnokság Zimónai Tógazdaságának II. sz. táván. (Water bloom of algae in the fish-pond No. II. of the fish-hatcheries at Zimona) Fleuraison des algues dans l'étang à poissons No II Zimona. — Hidrológiai Közöny XXX. 3—4. Budapest, 95—99.
6. HORTOBÁGYI, T.: A Szelidi-tó növényegyüttese (The microphytocenoses of the Lake of Szelid.) — Kézirat (Manuscript).
7. HUBER — PESTALOZZI, G.: (1938). Das Phytoplankton des Süßwassers. Blaualgae, Bakterien, Pilze. — Die Binnengewässer XVI. 1. Teil. Stuttgart.
8. KOL, E.: (1931). Zur Hydrobiologie eines Natronsees bei Szeged in Ungarn. — Verh. Intern. Vereinigung für theor. und angew. Limnologie V. Teil. Stuttgart. 103—157.

9. SZABADOS, M.: (1949). A Fehér tó Volvocales és Flagellata vegetációja. (The vegetation of Volvocales and Flagellata of Fehértó near Szeged.) Budapest. Különlenyomat a Hidr. Közlöny. 1949. 7—8. számából (Reprint).
10. VESZPRÉMI, B.: (1949). Adatok az *Anabaenopsis Arnoldii* Aptek. biológiájának ismeretéhez. (Contributions to the knowledge of the biology of the species *Anabaenopsis Arnoldii* Aptek. Angaben zur Kenntnis der Biologie der Art *Anabaenopsis Arnoldii* Aptek.) — Budapest. Különlenyomat a Hidr. Közlöny 1949. 7—8. számából. (Reprint.)
11. WOYNÁROVICH, E. (1941). Néhány magyarországi víz kémiai sajátosságairól. (Investigations on the chemical properties of some Hungarian waters. — Untersuchungen über die chemischen Eigenschaften einiger ungarischer Gewässer.) — Magyar Biol. Kut. Munk. XIII. Tihany. 302—315.

## ОСЕННИЙ ЗАМОР РЫБЫ В РЫБОВОДНОМ ПРУДЕ № X ОЗЕРА ФЕХЕРТО ОКОЛО Г. СЕГЕД И ФИТОЦЕНОЗ ПРУДА

Т. ХОРТОБАДЫ

### Резюме

В сентябре 1954 года в рыбоводном пруде № X натрий карбонатного-гидрокарбонатного озера Фехерто наблюдался замор рыбы из-за недостатка  $O_2$ , вызванного цветением воды синезелеными водорослями (Cyanophyta). 32 видов водорослей причинили цветение воды, в частности 9 видов Cyanophyta 4 вида Euglenophyta, 2 вида Bacillariophyceae и 17 видов Chlorophyceae. В количественном отношении преобладали 3 организма, а именно: *Anabaenopsis nadsonii* 16 400 000/литр, *Anabaena aphaniz menoides* 14 000 000/литр и *Anabaena spiroides* 3 600 000/литр. В Венгрии в озере Шошто, около г. Секешфехервар, массовая продукция видов *Anabaenopsis* вызвала подобные условия, и на этом месте также наблюдался массовый замор рыбы (Веспреми, 1949). При помощи систематического биологического анализа рыбоводных прудов возможно было бы заранее выявить появление такого рода цветения воды, и препятствовать при помощи известных химических мероприятий массовой продукции водорослей.

# GEOBOTANISCHE UNTERSUCHUNGEN UND DIE KARSTAUFFORSTUNG IN NORDUNGARN

Von  
P. JAKUCS

*Botanische Abteilung des Naturwissenschaftlichen Museums, Budapest*

(Eingegangen am 20. V. 1955)

## I. Allgemeines

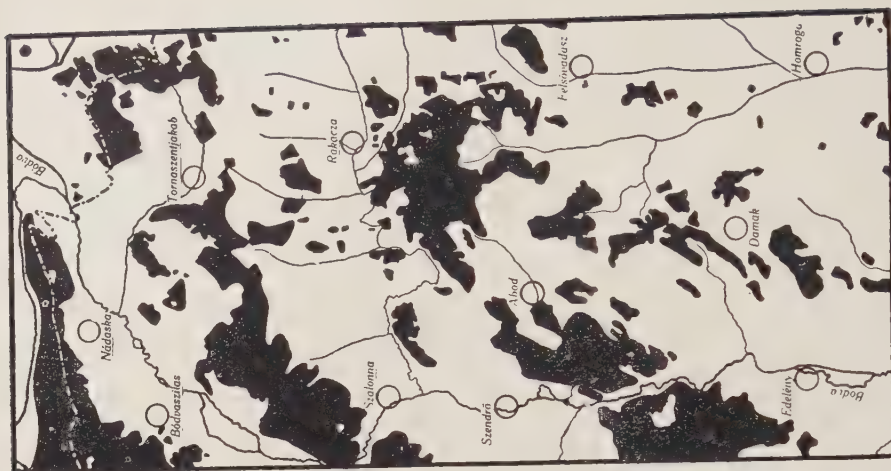
Ungarn ist reich an Gebieten, deren Grundgestein aus Kalkstein besteht, in fast jeder Gebirgsgruppe des Ungarischen Mittelgebirges (das sich von der Gegend des Plattensees [Balaton] über das mittlere Transdanubien, dann zwischen der Grossen Ungarischen Tiefebene und den Vorgebirgen der Karpaten in südwestlich-nordöstlicher Richtung hinzieht) trifft man auf Gebiete, deren Grundgestein in kleinerem oder grösserem Ausmass Kalkstein oder Dolomit ist. Während aber ein bedeutender Teil des im Süden Transdanubiens gelegenen Mecsekgebirges und die meisten Glieder des transdanubischen Teiles des Ungarischen Mittelgebirges aus Kalk- und Dolomitgesteinen aufgebaut sind (Bakony-, Vértes-, Gerecse- und Pilisgebirge), herrschen in der nordöstlichen Hälfte des Ungarischen Mittelgebirges (im sog. Nordungarischen Mittelgebirge) die aus Eruptivgesteinen bestehenden Gebirge vor (Cserhát-, Börzsöny-, Mátra-, Sátorgebirge und die niedrigeren Teile des Bükkgebirges). Indessen finden sich auch hier zwei grosse Kalksteingebiete, nämlich der mittlere Teil des Bükkgebirges (das Zentrale Hochplateau) und die Gegend des Tornaer Karstes (Aggteleker Karst, Slowakischer Karst). In der vorliegenden Abhandlung sollen Ausschnitte aus den pflanzengeographischen und Baumwuchsuntersuchungen — insbesondere der sich auf die öden Karstgebiete bezüglichen — gegeben werden, die in den letzteren zwei Kalksteingebieten durchgeführt wurden.

In den Kalkgebieten Ungarns finden sich häufig baumlose, öde Karstgebiete.<sup>1</sup> Die Wiederaufforstung dieser Kalksteinkarste und ihre Einschaltung in den Produktionsprozess bildet seit alters her ein schwieriges, ungelöstes Problem der praktischen Forstwirtschaft. Besonders ausgedehnt sind diese

<sup>1</sup> Die Dolomit- und Kalksteinkarste können gut voneinander unterschieden werden (vgl. ZÓLYOMI, 1942). Das baumlose Ödland mit Kalk als Grundstein soll im nachstehenden ödes Karstgebiet genannt werden, wobei unter «öde» der Umstand verstanden wird, dass die betreffende Fläche weder primär noch sekundär mit Wald bestanden war. ZÓLYOMI bezeichnet die Verkarstung des Kalksteins und Dolomits (Entwaldung) als biologische Verkarstung, im Gegensatz zu der einen ganz anderen Begriff umfassenden physikalisch-geographischen Verkarstung (1942). Diese wird hier zur Unterscheidung stets mit dem Ausdruck «geomorphologischer Karst» (bzw. «Verkarstung») bezeichnet.



1943



1853



1780

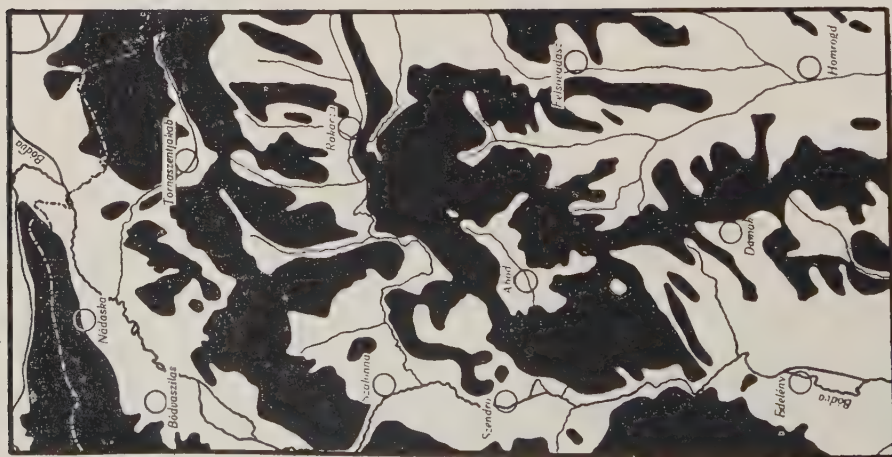


Abb. 1. Die Veränderung der Bewaldung des südöstlichen Randes des Tornaer Karstes, des sog. Cserehát-Gebietes, seit 1780 (auf Grund zeitgenössischer Karten)

Ödflächen im Tornaer Karst genannten Teil des Nordungarischen Mittelgebirges. Hier ist im Durchschnitt 15–16% des Kalksteingebietes verkarstet. Diese grosse Fläche ist aber auch heute noch in Zunahme begriffen, was durch zahlreiche Tatsachen bestätigt wird. So lässt sich z. B. auf Grund der in den 1780er Jahren aufgenommenen Kartenblätter («Josephinische Aufnahme») berechnen, dass die südlichen Ausläufer des Tornaer Karstes, das hügelige Cserehát-Gebiet, zu diesem Zeitpunkt zu etwa 43,6% bewaldet war. Laut Zeugnis der 90 Jahre später aufgenommenen Karten war nur noch 36,3% desselben Gebietes mit Wald bestanden, und heute ist dieser Wert weiter bis 22,5% gesunken (Abb. 1). An der Stelle der Wälder befinden sich heute zum grössten Teil landwirtschaftliche Kulturgebiete, doch waren laut Abb. 1 im Jahre 1780 auch die heute land- und forstwirtschaftlich völlig unbrauchbaren, öden Karstgebiete längs des Rakacza-Baches noch bewaldet.

Die Entwaldung wird u. a. auch durch den 16. § des Grundbuches der Ortschaft Aggtelek bezeugt (RAISZ, 1795): «Jene Orte des Dorfes Aggtelek, die weder für Äcker noch Wälder geeignet sind, sollen als gewöhnliche Weide benutzt werden. Die an unfruchtbaren Stellen, zwischen Felsen stehenden Bäume und Waldteilchen mögen zum Kalkbrennen oder für andere Zwecke Verwendung finden». Man kann sich leicht vorstellen, wie sehr eine solche Verordnung die Anlass zum Ausschlagen der restlichen Bäume und Waldteile der vielleicht noch wenig, aber bereits dennoch zu verkahlen beginnenden Stellen gab, zur weiteren Zunahme der Verkarstung beigetragen hat.

FÉNYES (1847, 1851) erwähnt bei der Beschreibung des (ehemaligen) Komitates Torna und bei der Schilderung der Dörfer dieses Komitates nirgends diese völlig unbrauchbaren, heute ausgedehnten öden Karstgebiete, während er jedoch von der grossen Schafzucht in Verbindung mit mehreren Dörfern spricht.

In der Doline des im Jahre 1890 erbauten «Verestó-Eingangs» zur Aggteleker Tropfsteinhöhle stand zur Zeit der Eröffnung des Einganges noch ein Wald aus schönen alten Bäumen. Heute fehlt nicht nur jede Spur dieses Waldes, sondern der Eingang und seine Umgebung sind zu einer waldlosen, kahlen Doline geworden. Ähnlich ist es auch um die benachbarte, «Verestó» genannte, grössere, heute vollständig kahle Doline bestellt, wo aber infolge der seither dort erfolgten grösseren Bodenabtragungen vielmehr auch heute die im Boden verbliebenen Wurzelreste des noch vor kurzem bestandenen Waldes an die Oberfläche kommen.

Deutlicher jedoch als alle Reden spricht die hier gezeigte Photographie (Abb. 2). Die Aufnahme stellt die das Dorf Jósvalfő umgebenden Berge dar (links das Höhlenhotel). Aus dem Bild geht gut hervor, dass am zweiten Bergrücken (aber auch anderwärts) an jenen warmen Südhängen, wo die Bäume bei der Waldrodung ausgeschlagen wurden, heute nur noch ein mit Büschen bestandenes ödes Karstgebiet ist (*Festucetum sulcatae*), während sich unmittelbar neben diesen öden Karstgebieten in ähnlicher Exposition und auf gleichem Grundgestein der noch nicht abgeschlagene alte Wald scharf von der Umgebung abhebt (*Querceto Lithospermetum*).

Auf diese Weise dehnen sich auf den einstmals mit Wald bestandenen Kalksteinbergen die unfruchtbaren, öden Karstflecken immer mehr aus. Diese Ausdehnung des Karstes ist jedenfalls auf den Menschen und auf Faktoren, die mit dem Menschen zusammenhängen, zurückzuführen. (Allerdings soll bereits hier betont werden, dass wir nicht jeden öden Karstfleck als durch menschliche Degradation entstanden ansehen. Die ursprünglichen Karstgebiete lassen sich nämlich auf Grund ihrer charakteristischen Pflanzengesellschaften und Standorte gut von den sekundär entstandenen Karstgebieten unterscheiden.)

KLIKA hebt auf Grund seiner Untersuchungen im Tornaer Karst (1945) die Waldrodung, den Weidegang und die Waldbrände als Ursachen der Ver-

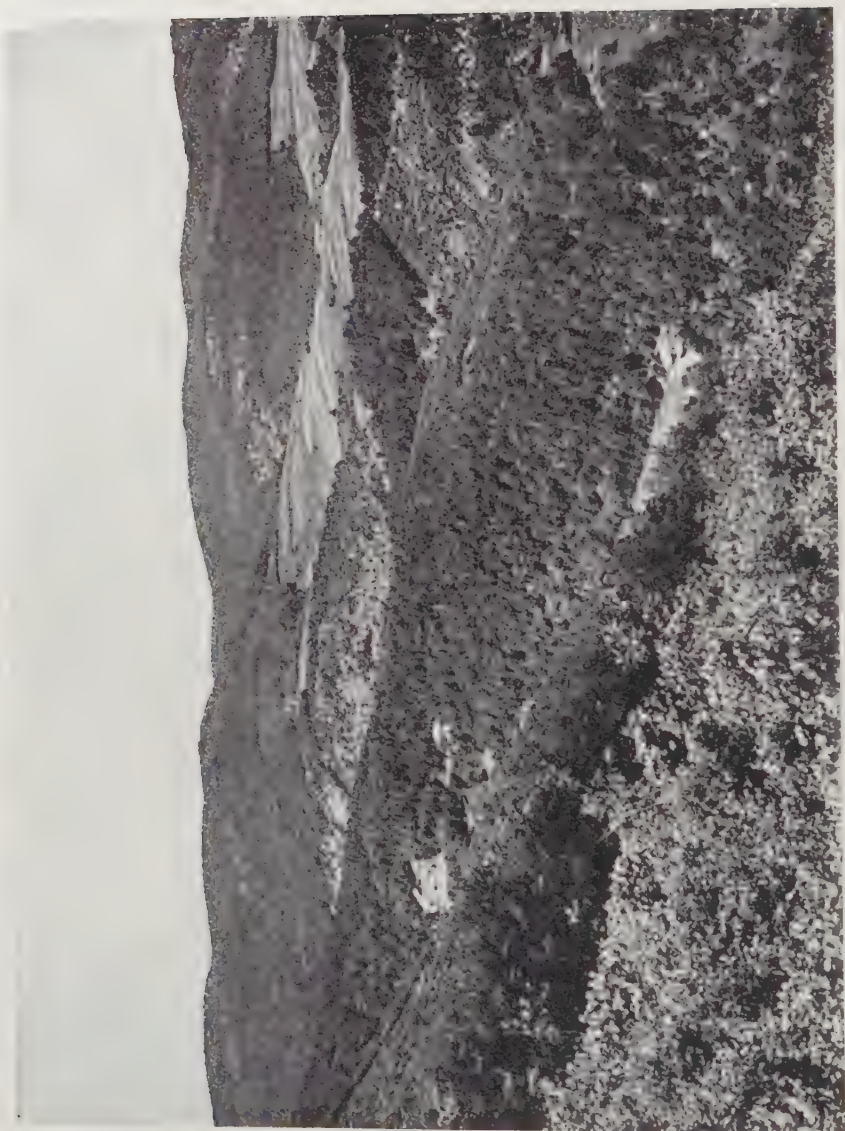


Abb. 2. Ansicht der Umgebung von Jósvalő. Die durch die unrichtige Waldpflege entstandenen sekundären öden Karstflächen sind gut zu sehen. (Magyar Foto, HOLLENZER)



karstung hervor. DUGELAY bezeichnet als Ursachen für die Entstehung der Karstgebiete in Jugoslawien folgende (1952): 1. die allgemeine Beweidung, 2. das Weiden der Herden im Frühjahr im Walde, 3. die unbeschränkte Ästung der jungen Bäume und 4. der vorzeitige Abtrieb der Niederwälder. ELLENBERG schreibt (1951), dass man auf den steinigsten Kalkböden des Kreises Leonberg, wenn man seine Bewaldung erreichen will, vor allem die Schafe fernhalten muss, «die bei einem einzigen Weidegang den Holzjungwuchs mehrerer Jahre vernichten können». HORVATÍČ (1928) hält in seiner Arbeit über den heute zum grössten Teil waldlosen, kahlen Karst Jugoslawiens die heutige Vegetation des Karstes für überwiegend sekundär. «Si la végétation de notre Karst — so schreibt er — était tout à fait en dehors de l'influence défavorable de l'homme (la coupe, l'incendie etc.), elle se composerait de forêts de types différents. Seuls, les flancs d'une grande déclivité et les régions en dehors de la limite supérieure des forêts seraient restées sans arbres.»

Ähnliches lässt sich auch in Ungarn feststellen, wo an einzelnen Orten der Kalksteingebiete, vorwiegend an solchen mit südlicher Exposition, der Kahlschlag in jedem Falle und oft auch der unrichtige Waldbau, die Verkarstung auslösten, die dann je nach den Gegebenheiten durch viele andere Faktoren gesteigert werden kann, in erster Linie durch den Weidegang (durch den Verbiss und durch die durch den Tritt der Tiere hervorgerufene Bodendegradation). Die Wiederaufforstung dieser zu trockenen, warmen Karsten degradierten Gebiete stellt eines der grössten Probleme dar. Im Interesse des Erfolges ist es unbedingt notwendig, über die allgemeine Eigenschaften hinausgehend die standortskundlichen, phytozöologischen und forstkundlichen Gegebenheiten der einzelnen Gebiete festzustellen. Als beste und schnellste Methode hierzu erscheint die Auswahl eines solchen Teilstückes des fraglichen Gebietes (Probefläche), wo die das ganze Gebiet charakterisierenden Phytozönosen und Standorte vertreten sind, sodann die Durchführung sämtlicher Untersuchungen auf dieser Probefläche in womöglich komplexen Arbeitsgruppen (bestehend aus Phytozöologen, Geologen, Pedologen, Mikroklimatologen, Forstingenieuren und Zoozöologen) und schliesslich die Verallgemeinerung der aus den erhaltenen Ergebnissen gezogenen Folgerungen und Möglichkeiten auf das ganze Gebiet. Ein hervorragendes Beispiel hierfür ist die derzeit im Bükkgebirge im Gange befindliche pflanzengeographische Kartierung (s. ZÓLYOMI—JAKUCS—BARÁTH—HORÁNSZKY, 1954). Auch EHWALD (1953) unterstreicht die Richtigkeit des Grundsatzes der Probefläche, indem er schreibt: «In einer Landschaft von bestimmtem geologischem Bau, somit bestimmten Geländeformen sowie einheitlichem Grossklima, müssen deshalb dieselben Kombinationen von Umweltfaktoren immer wieder vorkommen; in einer solchen Landschaft muss sich eine beschränkte Anzahl von Standortstypen in mehr oder weniger gesetzmässiger Weise, sozusagen in einem bestimmten Muster oder Mosaik immer wiederholen».

Zur Erforschung der Karstgebiete des Nordungarischen Mittelgebirges wurde als solche Probefläche der Berg Nagyoldal gewählt, der auf dem ungarischen Teil des Tornaer Karstes in der Nähe der Ortschaft Jósvalfó gelegen ist. Der Nagyoldal kann als einer der südlichen Ausläufer des Szilice-Plateaus angesehen werden, er steht mit diesem in enger Verbindung. Wie eine Bastion erhebt er sich von Süden und von Osten aus dem trockenen Tale von Jósvalfó—Szelcepuszta, von Westen aus dem Lófejtal. Gegen Norden geht er über die Verőtető genannte, mit Dolinen durchsetzte Mulde in den tschechoslowakischen Teil des Szilice-Plateaus über. Der Gipfel und die Nordhänge des in die Eichen-Hainbuchenzone gehörigen Berges sind bewaldet, während seine Süd- und Südosthänge grösstenteils verkarstet sind. (Das obere Drittel dieser Hänge ist ursprünglicher, weiter unten infolge der Degradation entstandener Karst.) Der Nagyoldal ist also den übrigen grossen Kalksteinbergen des Tornaer Karstes (Alsóhegy, Felsőhegy, Pelsőci-Plateau usw.) durchaus ähnlich. Wegen dieser Ähnlichkeit und weil die verschiedenen zu untersuchenden Typen hier verhältnismässig nahe zueinander, in typischer Ausbildung anzutreffen sind, wurde der Nagyoldal als Probefläche gewählt.

Bevor aber auf die Erörterung der Phytozönosen und Standortsfaktoren der ausgewählten Probefläche und der aus ihnen ziehbaren Folgerungen eingegangen wird, sei es gestattet, die grundlegenden Unterschiede zwischen den zwei grossen Kalkgebieten des Nordungarischen Mittelgebirges, zwischen dem Tornaer Karst und dem Bükkgebirge, in einigen Worten zu umreissen. Dies ist vor allem deshalb wichtig, weil die Typen der nachstehend beschriebenen Probefläche mit kleinen Veränderungen auch auf die übrigen ähnlichen Orte des Tornaer Karstes bezogen werden können, während eine Übertragung der hier gezogenen Folgerungen auf das Bükkgebirge nur bei starker Berücksichtigung der dortigen speziellen Verhältnisse möglich ist.

Die hauptsächlichliche Ursache für den Unterschied in der Vegetation und den Standorten dieser zwei im Wesen zur gleichen Zeit entstandenen (Trias) Kalksteingebiete ist der Höhenunterschied. Während der verhältnismässig südlicher (in einer Entfernung von rund 40 km Luftlinie) gelegene, aus Kalkstein bestehende Teil des Bükkgebirges, in erster Linie das herausragende Kalkplateau (das sog. Zentrale Hochplateau), ein zwischen 600 und 950 m Höhe wechselndes, 15 km langes und 3 bis 5 km breites Karstplateau ist, an das sich ein aus niedrigeren Bergen (300 bis 600 m) bestehender Gürtel eng anschliesst, besteht das Gebiet des Tornaer Karstes im engeren Sinne, also in erster Linie das durch die Linie Aggtelek—Pelsőc—Csetnek—Berzété—Dernő—Ajfaluca (Szarvashegy)—Somodi—Bódvaszilas eingeschlossene Gebiet, aus weit niedrigeren, 300 bis 600 m (manchenorts 600 bis 800 m) hohen, flacheren Karstplateaus. Die Plateauränder brechen hier steil ab, und die im Bükkgebirge vorhandenen Randberge sind hier nur an wenigen Stellen anzutreffen (wobei ihre Höhe maximal 200 bis 300 m beträgt). Während ausserdem im Bükkgebirge die Kalksteinschichten an der Südseite des Plateaus (Peskő, Tarkő, Háromkő usw.) gegliederte, häufig steile Felswände (oft 80 bis 90°) bilden, bestehen die Südhänge der verschiedenen Plateaus des Tornaer Karstes (z. B. Pelsőci-Plateau, Alsóhegy, Felsőhegy usw.) aus im Vergleich dazu sanfteren, einen Neigungswinkel von 40 bis 45° aufweisenden, zusammenhängenden Hängen (LÁNG, 1953).

Diese grundlegenden geomorphologischen Unterschiede ziehen naturgemäss auch klimatische Unterschiede nach sich. So beträgt nämlich die mittlere Jahrestemperatur auf dem Bükkplateau 6° C, während sie im Tornaer Karst 8—9° C ist. Die jährliche Niederschlagsmenge beläuft sich im Bükkgebirge auf etwa 900 mm, im Tornaer Karst hingegen auf 600 bis 700 mm (BACSÓ, 1952, HAJÓSY, 1952).

Infolge der Unterschiede in der Höhe, in den Neigungsverhältnissen und in den klimatischen Bedingungen hat sich auf dem kühleren, ein gleichmässigeres Klima aufweisenden, höheren Zentralen Hochplateau des Bükkgebirges eine Buchenzone ausgebildet (ausführlicher über diese Frage s. ZÓLYOMI—JAKUCS—BARÁTH—HORÁNSZKY, 1954), und auf den Hochplateaus des niedrigeren, wärmeren, extremeren Tornaer Karstes eine Eichen-Hainbuchenzone.



Diese Faktoren spielen auch bei der Entstehung der Karste der beiden Gebiete eine ausserordentlich grosse Rolle. Es ist nämlich eine im allgemeinen akzeptierbare Tatsache, dass sich an den wärmeren Südhängen in der Regel unter allen Umständen extrazonal ausgebildete Phytozönosen finden, die ein verhältnismässig trockeneres und wärmeres Mikroklima erfordern und die in der Sukzession des betreffenden Gebietes einen früheren, weniger entwickelten Zustand vertreten. Der Südhang des Bükkplateaus lässt sich als eine extra-



Abb. 3. Wegen Weidegang verkarstetes Kalksteingebiet bei Aggtelek. An manchen Stellen stehen noch die Zeugen des ehemals ausgedehnteren Niederwaldbetriebs. (Magyar Foto, HOLLENZER)

zonale Eichenzone und Eichen-Hainbuchenzone und die Südhänge des Tornaer Karstes als Steppenwiese und Eichen- (Waldsteppen-) Extrazone auffassen (Abb. 3). Hieraus folgt — natürlich unter Berücksichtigung auch aller anderen Faktoren —, dass sich sämtliche Südhänge des Tornaer Karstes leichter entwalden und nach Einsetzen der Degradation den Zustand der völligen Verkarstung erreichen als die des Bükkgebirges. Dies wird auch durch die Erfahrung bestätigt: die auf den Südhängen des Tornaer Karstes unrichtig ausgeführten Waldschläge rufen fast sofort einen waldlosen, öden Karstzustand (*Festucetum sulcatae*) hervor, z. B. Kecő-Bergkamm (Abb. 2), während Waldschläge von einem



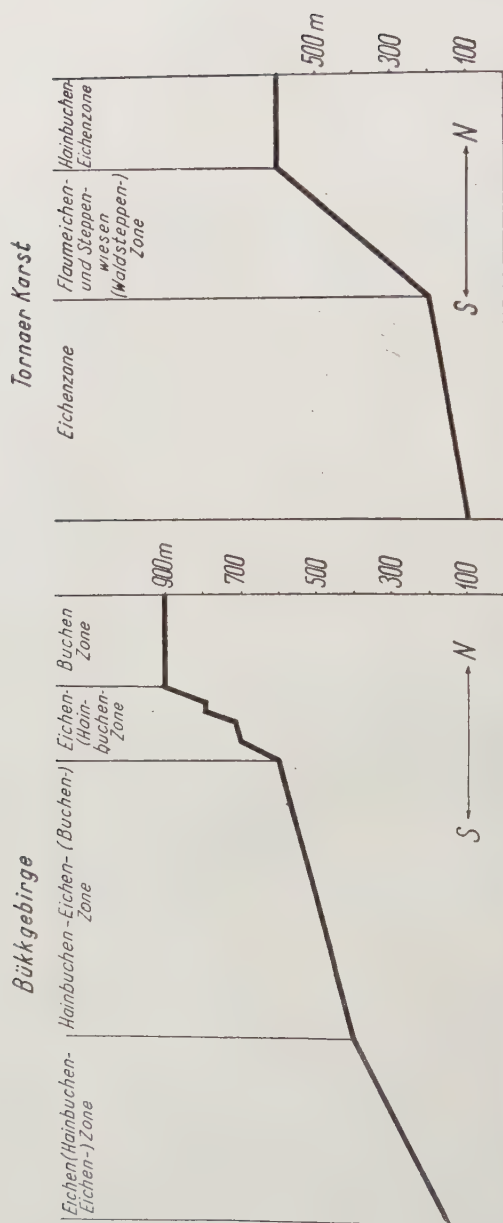


Abb. 4. Vergleich der idealen Profile der Waldzonen an den Südhängen des Bükkgebirges und des Tornaer Karstes

ähnlichen Umfang im Bükkgebirge zuerst nur eine starke Vergrasung und Verbuschung bzw. eine Verschlechterung des Baumwuchses zur Folge haben (Berg Zsérci Nagydél, s. ZÓLYOMI—JAKUCS—BARÁTH—HORÁNSZKY, 1954). Hierzu kommt noch, dass im Tornaer Karst unter den hauptsächlichen Ursachen für die Verkarstung noch der Weidegang (Schafe, Ziegen, Rinder) gezählt werden muss, während dieser Faktor im Bükkgebirge meistens fehlt.

### Die Phytozönosen der Probefläche<sup>2</sup>

An der Südseite und auf dem Hochplateau des neben der Ortschaft Jósvalő gelegenen Berges Nagyoldal finden sich 8 verschiedene, mehr oder minder typisch ausgebildete Phytozönosen oder Zönosentypen. Diese sind die folgenden (in der Reihenfolge vom Fuss des Hanges nach oben zu):

1. *Querceto-Lithospermetum—subnudum*-Typ,
2. *Querceto-Cotinetum — Brachypodium pinnatum-Festuca sulcata*-Typ,
3. *Caricetum humilis — stipetosum pulcherrimae*,
4. *Caricetum humilis*,
5. *Seslerietum heuflerianae*,
6. *Querceto-Lithospermetum — Brachypodium pinnatum-Waldsteinia*-Typ,
7. *Querceto-Carpinetum*,
8. *Tilio-Fraxinetum*.

Alle acht Phytozönosen sind auf dem ganzen Gebiet des Tornaer Karstes charakteristisch und stark verbreitet. Die Probefläche weist eine Exposition S-SSE auf, ihr Neigungswinkel beträgt 15—20—25°, sie ist in ihrem unteren Drittel eher konkav, in ihrem oberen Drittel am steilsten, wobei sie in einer konvexen Krümmung in das mit Dolinen durchsetzte Hochplateau übergeht. Obwohl die Standortsfaktoren wegen ihrer grossen Bedeutung in einem gesonderten Abschnitt behandelt werden sollen, sei auf die wichtigsten unter ihnen, die die Gegenwart der einzelnen Phytozönosen massgeblich beeinflussen, schon jetzt hingewiesen.

Von einer genauen zönologischen Beschreibung der einzelnen Phytozönosen sowie von der Veröffentlichung von Assoziationstabellen wird an dieser Stelle abgesehen, da dies die Aufgabe einer gesonderten Arbeit bildet. Bis dahin werden auch die hier vorkommenden eventuell neuen Namenkombinationen bloss als *nomen nudum* betrachtet.

<sup>2</sup> An dieser Stelle sei meinem Kollegen G. FEKETE, der mir sowohl bei den Freilandaufnahmen als auch bei der Aufarbeitung des Materials stets hilfreich zur Seite stand, der beste Dank ausgesprochen.

### 1. *Querceto-Lithospermetum* — *subnudum*-Typ

Auf dem im untersten Teil des Karsthanges angehäuften Geröll und der auf diesen abgetragenen und dort angehäuften tiefen Roterde hat sich entsprechend der ausgleichenden Wirkung des in der Nähe der Talsohle verhältnismässig kühleren, feuchteren Mikroklimas ein typisches *Querceto-Lithospermetum* ausgebildet. Der Hölzer mit einem Durchmesser von 20–25 cm umfassende, 12–13 m hohe, 40–50 Jahre alte, gutschliessende, gesund gewachsene Wald besteht hauptsächlich aus Traubeneichen (*Quercus petraea*). Daneben finden sich als Mischholzarten der Baumschicht häufig auch die gemeine Esche (*Fraxinus excelsior*), Elsbeere (*Sorbus torminalis*) und der Feldahorn (*Acer campestre*), während in der zweiten Baumschicht hie und da auch die Hainbuche (*Carpinus betulus*) auftritt. Beim Hinaufschreiten des Hanges trifft man immer häufiger die im geschlossenen Wald noch gutwüchsige Flaumeiche (*Quercus pubescens*). Die Stämme sind im allgemeinen mit Flechten bewachsen und bis zu einer Höhe von 7 bis 8 m astfrei. Dieser Wald vermag im Alter von 50 Jahren mit seinen oberirdischen Teilen der Wirtschaft etwa 250 m<sup>3</sup> Holzmaterial je ha zur Verfügung zu stellen, was bei Berücksichtigung der Qualität des Standortes den optimalen Anforderungen fast völlig entspricht. Die Strauchschicht des *Querceto-Lithospermetum* ist äusserst reich. Die häufigsten Elemente der manchenorts undurchquerbaren, eine Höhe von 3 bis 3,5 m erreichenden Strauchschicht sind *Acer campestre*, *Cornus mas*, *Crataegus oxyacantha*, *Fraxinus excelsior*, *Ligustrum vulgare*, *Malus pumila*, *Viburnum lantana* usw. Im Unterwuchs (in der Krautschicht) sind ausser dem den Namen gebenden purpurroten Steinsamen (*Lithospermum purpureo-coeruleum*) noch *Astragalus glycyphyllos*, *Galium schultesii*, *Lathyrus niger*, *Symphytum tuberosum* ssp. *nodosum* usw. charakteristisch. Wegen der starken Geschlossenheit der Baum- und Strauchschicht ist der Deckungswert der Krautschicht gering (bis zu 35%). Auf dem frei bleibenden Boden trifft man eine dicke Decke aus dürrer Laub, die nur in den Monaten des Spätsommers aufzureissen beginnt. Wegen des dürftigen Unterwuchses kann dieser Bestand zur Unterscheidung von den übrigen *Querceto-Lithospermeta* als *Querceto-Lithospermetum-subnudum*-Typ bezeichnet werden.

### 2. *Querceto-Cotinetum* — *Brachypodium pinnatum*—*Festuca sulcata*-Typ

Geht man den Hang aufwärts, so wird der Eichenhochwald das *Querceto-Lithospermetum* auf skelettreichem, flachgründigerem Tonboden von einer *Querceto-Cotinetum*-Mosaikassoziation (Buschwaldteil + Steppenwiesenteil) umgeben. Diese Phytozönose ist auf den Südhängen des Tornaer Karstes eine der am meisten vorkommenden — zum Teil auch wegen der Degradation verbreiteten — Pflanzengesellschaften. Der Charakter und die Merkmale dieser



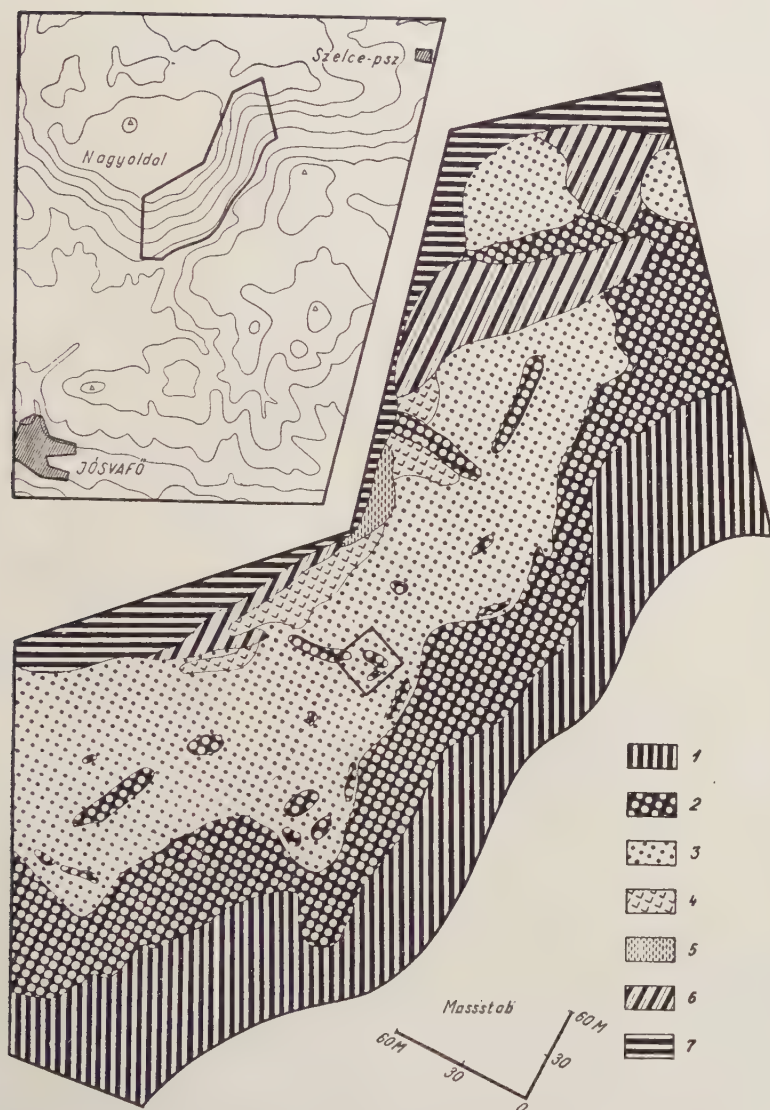


Abb. 5. Vegetationskarte der Probefläche (verzerrte Vergrößerung im Maßstab 3 : 2). 1. *Querceto-Lithospermetum subnudum*-Typ, 2. *Querceto-Cotinetum* — *Brachypodium pinnatum* — *Festuca sulcata*-Typ, 3. *Caricetum humilis* — *stipetosum*, 4. *Seslerietum heuflerianae*, 5. *Caricetum humilis*, 6. *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum* — *Waldsteinia*-Typ, 7. *Querceto-Carpinetum* (mit *Tilio-Fraxinetum*-Fragmenten)

Phytozönose können nur so bestimmt werden, dass jeder Faktor parallel in beiden Teilen des Mosaiks untersucht wird, wobei dann erst das summierte Ergebnis die ganze Phytozönose kennzeichnet.

Die Bestockung des Buschwaldteiles des *Querceto-Cotinetum* der Probe-  
fläche wird fast ausschliesslich durch die Flaumeiche gebildet. Daneben findet

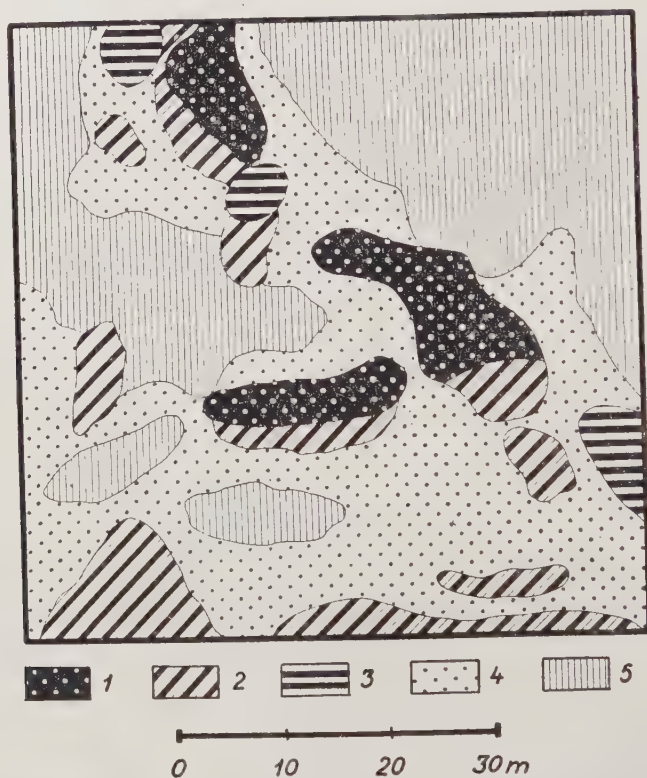


Abb. 6. Teilstück aus der Mitte des Nagyoldal (das auf der Karte in Abb. 5 mit einem Quadrat bezeichnete Gebiet). 1. Degradierter Zustand des *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum* — *Waldsteinia*-Typs. Kronenhöhe 8–10 m. 2. Buschwaldteil des *Querceto-Cotinetum*. Kronenhöhe 5–8 m. 3. Degradierter Zustand des Buschwaldteils des *Querceto-Cotinetum*. Kronenhöhe 3–5 m. 4. Steppenwiesenteil des *Querceto-Cotinetum*. *Festucetum sulcatae*. 5. *Caricetum humilis* — *stipetosum*

sich noch die gemeine Esche (*Fraxinus excelsior*), die im Tornaer Karst sehr häufig die Rolle der südlicheren Manna-Esche (*Fraxinus ornus*) übernimmt. Die Flaumeiche und im allgemeinen sämtliche Baumarten zeigen in dieser Phytozönose einen sehr schlechten Wuchs. Die in Gruppen vom Ausschlag entstandenen Bäume mit ihren knotigen, mit Flechten bewachsenen Stämmen, aus denen sich die Äste in geringer Höhe (im Durchschnitt 2 m) zu verzweigen beginnen, wobei sie eine Höhe von 7 bis 8 m erreichen und manchmal schon

früh (im Alter von 20—30 Jahren) in den Wipfeln austrocknen, weisen auf den für den Wald bereits ungünstigeren Standort hin, d. h. auf die Übergangszone des Waldes gegen die Steppenwiesen zu. In extremen Fällen trifft man häufig ganz niedrige, nur 1 bis 2 m hohe, zwergwüchsige Bäume an, manchmal aber auch sehr gutwüchsige, 10 bis 12 m Höhe erreichende Baumgruppen. Diese extremen Wuchsunterschiede innerhalb ein und derselben Phytozönose sind zum Teil auf die Struktur des Grundgesteins zurückzuführen, d. h. auf den Umstand, ob die Wurzel auf ihrer Suche nach Feuchtigkeit durch die Gesteinsspalten tiefer in den Boden hinabzureichen vermag, und zum Teil auf das Ausmass der Abtragung der Bodendecke, da eine mächtige Bodendecke die Wurzel auch zur Zeit der Sommerhitze vor der Austrocknung schützt. Die im Buschwaldteil des *Querceto-Cotinetum* durchgeführten Wurzeluntersuchungen zeigten, dass das oberhalb der Felsen und unterhalb der Bodendecke verlaufende, sehr stark verdickte (eine grosse Wurzelmasse gebende) Wurzelsystem den Boden in sehr grosser Entfernung durchzieht. Man darf also ganz allgemein aussagen, dass das Wurzelsystem auf steinigten Karstgebieten stets besonders stark entwickelt ist. Hier befindet sich ein verhältnismässig grösserer Teil des Baumes unter dem Boden als in den nicht verkarsteten Gebieten, die Holzmasse des Wurzelsystems ist also verhältnismässig grösser. Die Gewinnung dieser Holzmasse ist naturgemäss immer gefährlich, da dies zu einer vollständigen Degradation des Standortes führen würde. Der Buschwaldteil des *Querceto-Cotinetum* des Nagyoldal macht bei den heutigen Wuchsverhältnissen eine Holzmasse von etwa 150 m<sup>3</sup> je ha aus (bei Annahme eines Alters von 50 Jahren und eines 60 %igen Schlusses des Buschwaldteils für das ganze Gebiet eines Hektars).

Wie bei jedem *Querceto-Cotinetum* im allgemeinen, so spielt auch hier die Strauchschicht eine grosse Rolle, da sie bei Erreichung einer Höhe von 2,5 bis 3 m oft mit dem unteren Laub verschmilzt und so der Phytozönose den charakteristischen Habitus des Buschwaldes verleiht (s. ZÓLYOMI, 1950). Der Artenreichtum der Strauchschicht: *Acer campestre*, *Carpinus betulus* (!), *Cornus mas*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus verrucosa*, *Fraxinus excelsior*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus mahaleb*, *Rosa* sp., *Viburnum lantana* usw. verleitet leicht zum Schlusse, dass die Ursache für die Verschlechterung des Waldes nicht nur in den qualitativen Verhältnissen des Standorts, sondern auch in quantitativen Faktoren zu suchen ist, d. h. mit anderen Worten, dass die Verdickung der Bodendecke unbedingt auch zu einer Verbesserung des Wuchses und der Qualität der Bestockung führt (s. später).

Der Buschwaldteil des *Querceto-Cotinetum* weicht ausser in den Wuchsunterschieden der Bestockung auch in der Mannigfaltigkeit und dem Reichtum des Unterwuchses vom *Querceto-Lithospermetum* des Hangfusses ab. Zahlreiche Waldsteppen- und Steppenwiesenpflanzen ziehen sich unter das Laub hinein. Charakteristisch sind: *Brachypodium pinnatum*, *Carex humilis*, *Festuca sulcata*, *Melica uniflora*, ferner *Alliaria officinalis*, *Asperula glauca*, *Aster lino-*



*syris*, *Campanula cervicaria*, *Coronilla varia*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Inula ensifolia*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Polygonatum odoratum*, *Trifolium alpestre* usw.

Der Steppenwiesenteil des *Querceto-Cotinetum*-Mosaiks mit seinem flachgründigen, steinigen, skelettreichen Boden kann auch als selbständige *Festucetum sulcatae*-Assoziation aufgefasst werden. Ständige Mitglieder sind *Anthemis tinctoria*, *Carduus collinus*, *Caucalis lappula*, *Crupina vulgaris*, *Diplachne serotina*, *Eryngium campestre*, *Erysimum pannonicum*, *Euphorbia cyparissias*, *Geranium sanguinem*, *Lactuca perennis*, *Potentilla arenaria*, *Teucrium chamaedris* und *montanum*, *Valerianella rimosa* usw. Auf Verunkrautung weist die grosse Konstanz von *Lappula echinata* hin (im Gegensatz zu *Lappula heteracantha*, die eher eine Charakterart der ursprünglichen, natürlichen Ödflächen ist [BOROS, 1949]). *Vinca herbacea* zeigt dagegen weniger degradierte Standorte an.

Da das *Querceto-Cotinetum* eine aus einem offenen Steppenteil und einem bestockten Buschwaldteil mosaikartig zusammengesetzte, komplexe Phytozönose ist, muss auch der Name des unter die Assoziation gezogenen Typs meistens ein Doppelname sein. Der erste Name bezieht sich auf den Buschwaldteil des Mosaiks, während der zweite den Steppenwiesenteil zum Ausdruck bringt. Im Falle des Nagyoldal ist also die mit der *Querceto-Cotinetum* Assoziation verknüpfte Typusbezeichnung *Brachypodium pinnatum-Festuca sulcata* so zu verstehen, dass das Ganze einen mosaikartigen Komplex eines aus Flaumeichen bestehenden Buschwaldteils vom *Brachypodium pinnatum*-Typ und eines Steppenwiesenteils vom *Festucetum sulcatae*-Typ bildet. Es kann auch ein gemeinsamer Typ dieser Mosaikteile vorkommen, z. B. der *Carex humilis*-Typ des *Querceto-Cotinetum* im Budaer Gebirge.

\*

Da die *Querceto-Cotinetum* ass. bei der Aufforstung der Karstgebiete die wichtigste Ausgangsphytozönose darstellt, soll hier auf ihre Lage und Deutung in Ungarn und Mitteleuropa etwas näher eingegangen werden.

Der Name *Querceto-Cotinetum* (*Quercus lanuginosa-Cotinus coggygria* ass.-Komplex) wurde zuerst von SOÓ in seiner ersten Beschreibung des Hügellandes des Plattensees gebraucht (1931), u. zw. als Randstreifen des Traubeneichenwaldes gegen die *Festuca sulcata-Carex humilis-Stipa joannis* Steppenwiesen zu. (Diese Phytozönose steht der von ISSLER im Jahre 1908 zuerst so benannten *Quercetum pubescentis*-Assoziation nahe, ist aber mit ihr nicht identisch, da diese eher mit unserem *Querceto-Lithospermetum* verglichen werden kann.) ZÓLYOMI unterstreicht bei Beibehaltung des obigen Namens (1951) die Feststellungen von SOÓ: «Der Flaumeichen-Karstbuschwald (*Querceto-Cotinetum*) ist im Laufe der natürlichen Bewaldung des Ödlandes die erste 'Wald'-Phytozönose. Auf Grund seiner Lage ist er kein Gebüsch mehr, aber noch kein Wald.»



Abb. 7. *Querceto-Cotinetum*-Mosaikassoziation am Nagyoldal. (Photo E. VAJDA)

Zahlreiche Forscher haben seitdem den Karstbuschwald beschrieben, so z. B. wird er neuestens von WENDELBERGER (1954) vom physiognomischen, ökologischen, dynamischen und soziologischen Gesichtspunkt definiert.

Letztlich wird also heute in Ungarn unter der Bezeichnung *Querceto-Cotinetum* jene an einem Übergangsort ausgebildete Phytozönose verstanden, die zwischen zwei Formationstypen, nämlich zwischen den immergrünen Laubwäldern und den Steppenwiesen steht. Dies ist entweder ein Übergang eines xerothermen Hochwaldes (am ehesten von *Querceto-Lithospermetum*) gegen die Steppenwiesen und Felsrasen zu, also der sog. Saumkarstbuschwald (mit kontinentalem Charakter, hauptsächlich im Nordungarischen Mittelgebirge und östlich oder nördlich davon) oder eine von den submediterranen Gebieten (Balkan) her heraufziehende Karstbuschwald-Assoziation (mit Schibljak-Charakter, in Ungarn hauptsächlich in Transdanubien auf Dolomit). Diese zwei Typen vermischen sich häufig und können voneinander nur mit einer gewissen Übung unterschieden werden, insbesondere in den zentralen Teilen Ungarns, wo sie aufeinandertreffen.

Das *Querceto-Cotinetum* wird am besten einheitlich durch die Flaumeiche charakterisiert. Während aber im Mittelmeerraum nördlich von der *Macchie*-Zone die durch die Flaumeiche gekennzeichneten Phytozönosen Schlussphytozönosen (Klimax) sein können und grosse Gebiete umfassen (SCHMID, 1936), treten sie in Jugoslawien (HORVAT, 1942) und in Ungarn zwar in grosser Ausdehnung, aber in der Regel nur extrazonal, an warmen Südhängen oder auf sich stark erwärmenden, flachgründigen Plateaus auf, u. zw. gewöhnlich von einem anderen Eichenhochwald (z. B. *Querceto-Potentilletum albae*) umgeben. Schreitet man in Mitteleuropa weiter nach Norden fort, so grenzen die an östlichen und südlichen Elementen stark verarmenden Steppenwiesen und Felsrasen häufig nicht mehr an Eichenwälder, sondern an Wälder mit einem kühleren, feuchteren Charakter. Bei dem Zusammentreffen von Wald und Steppe (oder Felsrasen) bildet sich auch hier ein schmaler Übergangstreifen aus, wobei in diesen Beständen manchmal sogar auch die Flaumeiche auftritt; diese Bestände sind aber höchstens verarmte geographische Varianten unserer Phytozönose.

Die dem von EGGLEER (1941, 1951) in der Umgebung von Graz beschriebenen Flaumeichenwald — den er für eine Reliktgesellschaft der aus der postglazialen Wärmezeit übriggebliebenen illyrischen Vegetation hält — benachbarte Phytozönose ist der Buchenwald. Dies geht aus der angegebenen Artenliste hervor, in der die Zahl der Arten des *Querceto-Carpinetum* und *Fagetum* verhältnismässig gross ist (rund 15%). Diese Arten spielen auch im Habitus der Phytozönose die massgebliche Rolle. Unter den xerothermen Arten fehlen dagegen diejenigen mit einem kontinentalen Charakter fast gänzlich. Diese Bestände stehen dem Charakter des in Transdanubien verbreiteten *Orno-Fageto-Caricetum albae*-Karstmischwalde (ZÓLYOMI 1950) nahe.



KLIKA (1933) nennt die im Jahre 1932 beschriebenen böhmischen Flaumeichenwälder *Quercus lanuginosa*-*Lathyrus versicolor* (*Quercetum lanuginosae bohemicum*) ass. Unter den von ihm veröffentlichten 10 Aufnahmen lassen sich aber höchstens die ersten vier mit den ungarischen Karstbuschwäldern vergleichen, unter den übrigen Aufnahmen finden sich vermischt das auf ausgelaugtem Boden vorkommende *Querceto-Luzuletum* (Nr. 8), *Querceto-Lithospermetum* (Nr. 10), dessen Übergang zum *Querceto-Carpinetum* (Nr. 9), *Querceto-Potentilletum albae* (Nr. 7) usw. Der einzige gemeinsame Zug dieser Wälder ist, dass die Flaumeiche in jedem von ihnen vorkommt. KLIKA publizierte auch (1937) aus den Bergen von Brezova Artenlisten unter dem Namen *Querceto pubescentis praecarpaticum*. Unter den 8 Aufnahmen zeigt jedoch bloss die erste eine Ähnlichkeit mit dem Charakter der ungarischen xerothermen Eichenwälder, die Aufnahmen Nr. 2—4 entsprechen dem *Querceto-Carpinetum* und Nr. 5—8 dem *Fagetum*, in denen nicht nur die Steppenwiesenarten fast vollständig fehlen, sondern in denen sogar *Quercus pubescens* nicht vorhanden ist.

JURKO (1951) bezeichnet bei der Vegetationsbeschreibung der Gegend des mittleren Hernád jene Bestände mit dem Namen *Querceto-Torminaletum orientale*, die er provisorisch unter die *Querceto pubescens*-*Lathyrus versicolor* ass. von KLIKA als deren verarmte Variante zieht (unserer Meinung nach eher umgekehrt), doch erwähnt er, dass die endgültige Auswertung der Flaumeichen-Karstbuschwälder des mittleren Hernád erst nach der eingehenden Aufarbeitung des Slowakischen Karstes — als des Entwicklungszentrums der Vegetation der Hernádgegend — möglich sein wird.

DOSTÁL (1933) versucht in seiner Arbeit über den Slowakischen Karst unter dem Namen *Quercetum pubescentis pannonicum* auf Grund von vier Aufnahmen eine Übersicht zu geben, was aber für einen Vergleich zu wenig ist, trotzdem seine Aufnahmen ein richtiges Bild vermitteln.

Auch in den *Quercetum pubescentis praecarpaticum*-Aufnahmen von FUTÁK in der westlichen Slowakei finden sich reichlich *Fagion*-Elemente, obwohl es keinem Zweifel unterliegt, dass die *Cotinus coggygria*-Subassoziation dieser Phytozönose die direkte Fortsetzung der ähnlichen südlicheren Assoziationen darstellt.

Die Aufzählung dieser herausgegriffenen Beispiele wollte nur die Tatsache beleuchten, dass die einzelnen Forscher unter dem Namen Flaumeichen-Karstbuschwald — wobei die Assoziation oft mit der Art verwechselt wird — eine jeweils andere Phytozönose verstehen, was sich früher oder später störend auswirkt. Diesen Wirrwarr versuchte KNAPP (1942) so zu ordnen, dass er in einem neuartigen Klassifikationsschema geographische Assoziationen unter den Begriff der *Dictamno-Sorbetum*-Hauptassoziation zog. Der schwache Punkt seiner ausserordentlich interessanten und übersichtlichen Einteilung besteht aber darin, dass er bei seiner Klassifizierung nur die Differential- und Charakterarten in Betracht zieht und seine Einteilung auf Grund dieser vornimmt. Die

Nichtberücksichtigung des Charakters des Standortes der Phytozönose hatte dann zur Folge, dass neuestens WENDELBERGER (1954) in seiner wertvollen Arbeit unter *Dictamno-Sorbetum* die ganz verschiedenen und für die Praxis einen grossen Unterschied bedeutenden Phytozönosen des *Querceto-Lithospermetum* und des *Querceto-Cotinetum* zusammenzieht.<sup>3</sup>

Die endgültige Klarlegung des Problems der Flaumeichenwälder Mitteleuropas ist ohne die eingehende Aufarbeitung der Flaumeichenwälder Ungarns — des Gebietes, wo diese Phytozönose sowohl in ihrer optimalen Ausbildung als auch im verarmenden Zustand in grosser Ausdehnung vorkommt — wohl schwer möglich. Bis dahin sei es aber gestattet, auf empirischer Grundlage folgende Übersicht zu geben:

In Ungarn lassen sich zwei wichtigere Erscheinungsformen des *Querceto-Cotinetum* (Flaumeichen-Karstbuschwald) unterscheiden. In Transdanubien besteht die allgemeinere, häufigere Erscheinungsform des *Querceto-Cotinetum* aus einem meistens auf Dolomit als Grundgestein wachsenden, xerothermen Buschwaldbestand, wo man die aus Bäumen bestehenden Waldflecken und die diese umgebenden selbständigen Steppenflecken nur schwer voneinander trennen kann. Hier ist die Steppenwiesen- und Felsrasenvegetation wie ein Unterwuchs zwischen den Büschen — hauptsächlich Perückenstrauch zwischen (*Cotinus coggygria*) — und niedrigen Bäumen — hauptsächlich Flaumeiche und Manna-Esche —, sie bildet mit diesen kein ausgesprochen scharfes Mosaik, sondern eher eine Einheit. Diese auch in ihrer Erscheinung submediterrane Form verglich Soó (1931) mit der balkanischen Schibljak-Formation. Je mehr man aber im Ungarischen Mittelgebirge nach Norden fortschreitet, desto deutlicher sondert sich eine Erscheinungsform des *Querceto-Cotinetum* ab, wo sich die auch weiterhin hauptsächlich aus Flaumeichen bestehende Baumvegetation (mit gemeiner Esche anstatt mit Manna-Esche) mit den Sträuchern (unter denen inzwischen der Perückenstrauch meist wegbleibt) zu einer Gruppe zusammenschliesst und als selbständiger Buschwaldfleck mosaikartig mit den Steppenwiesenflecken abwechselt. Der mediterrane Charakter des Bestandes nimmt ab und es treten eher östliche, kontinentale Waldsteppenzüge auf (vgl. die Änderung seines klimatischen Charakters bei ZÓLYOMI, 1942). Unter den Bäumen werden die Steppenwiesengewächse immer mehr verdrängt, wobei der Buschwaldteil immer mehr einem schlechtwüchsigen *Querceto-Lithospermetum* zu ähneln beginnt. Im Tornaer Karst ist bereits dieser Zustand anzutreffen, über den sich dann die Verarmung und Veränderung dieser Assoziation gegen das Gebiet des mittleren Hernád oder gegen die westliche Slowakei zu verfolgen lässt.

\*

<sup>3</sup> Dabei sind diese beiden keineswegs Synonyme. Das *Querceto-Lithospermetum* ist stets ein geschlossener Hochwald, im Gegensatz zur offenen Mosaikgesellschaft des *Querceto-Cotinetum*.

### 3. *Caricetum humilis* — *Stipa pulcherrima* subass.

Der Flaumeichen-Karstbuschwald am Fusse des Nagyoldal wird mit abnehmender Tiefe des Bodens und der Geröldecke von der *Carex humilis*-Assoziation abgelöst. Auf dem an die Oberfläche hervorkommenden Kalkstein, d. h. auf den felsigeren Teilen des Hanges, trifft man aber eher die *Stipa pulcherrima*-Subassoziation. Sträucher vegetieren hier nur noch verstreut, im Zwergwuchs dahin. Hauptsächlich sind *Prunus mahaleb* und *Cornus mas*, manchmal auch *Fraxinus excelsior* und *Juniperus communis* imstande, mit ihren Wurzeln in die Felsspalten einzudringen und so auch die Trockenperiode zu überdauern. Von den drei wichtigsten Rasenbildnern der verbreitetsten Karstphytozönose des Tornaer Karstes weist *Carex humilis* einen durchschnittlichen Deckungswert von 30%, *Festuca sulcata* einen solchen von 20–30% und *Stipa pulcherrima* einen solchen von 10–60% auf. In dieser Phytozönose sind die unterstehenden endemischen Pflanzen charakteristisch: *Alyssum montanum* ssp. *brymii*, *Astragalus vesicarius* ssp. *albidus*, *Campanula sibirica* ssp. *divergentiformis*, *Carduus collinus*, *Onosma tornensis* (in Ungarn nur bei der Ortschaft Tornaádaska), *Poa scabra*<sup>4</sup>, *Pulsatilla grandis* ssp. *slavica*. In dieser Subassoziation wächst *Jurinea mollis* ssp. *macrocalathia* (JAKUCS, 1953) und hauptsächlich an jenen Stellen, wo der Übergang in das *Seslerietum* und in das *Caricetum* erfolgt, *Dracocephalum austriacum* (JAKUCS, 1952)<sup>5</sup>. Hier ist der Anteil der Pflanzenarten mit kontinentalem und pontischem Charakter am höchsten (29,6%). Daneben spielen auch die mediterranen Arten eine grosse Rolle (38,5%) (Abb. 8). Dieser Felsrasen ist eine Assoziation, die sowohl auf dem Nagyoldal als auch auf den anderen Karstgebieten unbedingt auf eine ursprüngliche Waldlosigkeit hinweist. Sie kann sich sehr leicht zu einem verunkrauteten *Festucetum sulcatae* degradieren.

<sup>4</sup> Der pannonisch-karpatische Endemismus *Poa scabra* Kit. (Verbreitung und Karte s. TATÁR, 1938) — die sowohl nach der früheren Meinung von SIMONKAI (1882) als auch nach der Überprüfung des Herbarmaterials der Botanischen Sammlung des Budapester Naturwissenschaftlichen Museums meiner Meinung nach dieselbe Art ist wie *Poa pannonica* Kern. (ohne ssp.-Unterschied, s. SOÓ, 1933) — wird vom «Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt» (SOÓ—JÁVORKA 1951) als ausgesprochen bodensaure Art gekennzeichnet. ZÓLYOMI (1936) stellt über die Pflanze fest, dass sie auf den Felsen von Vulkangesteinen assoziationsbildend ist (*Poetum scabrae*). In seiner Arbeit über das Dolomitphänomen erörtert ZÓLYOMI (1942) die Ursachen für die Ähnlichkeit der Vegetation auf Kalkstein und Andesit, doch nimmt er hierbei *Poa scabra* nur ganz ausnahmsweise auf Kalkstein an. Zieht man jedoch die Angabe von BOROS (1938) über das Vorkommen von *Poa scabra* auf Kalkstein im Bükkgebirge sowie die Angaben aus dem Tornaer Karst — sowohl die von DOSTÁL (1933) als auch neustens eben die von der Probefläche des Nagyoldal — in Betracht, ferner auch die Standorte von *Poa pannonica* (= *scabra*) auf Kalkstein in Siebenbürgen, so darf man behaupten, dass *Poa scabra*, obwohl sie zweifellos eine assoziationsbildende Pflanze der vulkanischen Felsen ist, dennoch auch auf Kalksteinfelsen vorkommt (allerdings nur in einzelnen Individuen, ohne eine selbständige Assoziation zu bilden), wobei sie immer die reliktpflanzenreichen Standorte anzeigt.

<sup>5</sup> In Kenntnis der ungarischen Standorts- und Assoziationsverhältnisse von *Dracocephalum austriacum* teilen wir nicht die Meinung WENDELBERGERS (1954), der *Dracocephalum* als ausgesprochene Waldsteppenpflanze kennt und sie für eine Waldsteppenpflanze der postglazialer Wärmezeit hält.



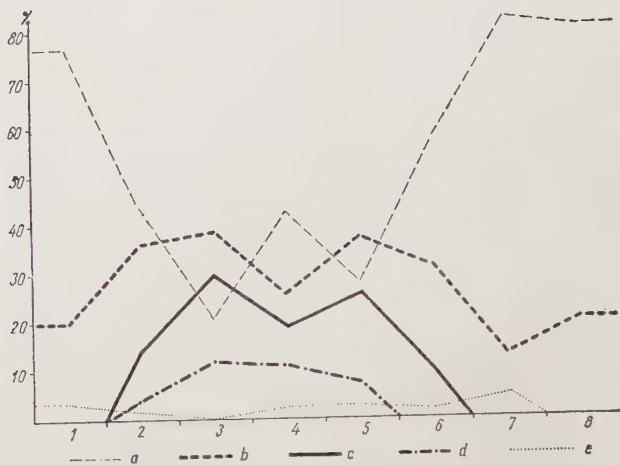


Abb. 8. Die Arealtypenunterschiede der in den Phytozönosen der Probeffläche vorkommenden Pflanzen. 1. *Querceto-Lithospermetum*-subnudum-Typ, 2. *Querceto-Cotinetum* — *Brachypodium pinnatum* — *Festuca sulcata*-Typ, 3. *Caricetum humilis* — *stipetosum*, 4. *Seslerietum heuflerianae*, 5. *Caricetum humilis*, 6. *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum* — *Waldsteinia*-Typ, 7. *Querceto-Carpinetum*, 8. *Tilio-Fraxinetum*. a) eurasisch + europäisch + mitteleuropäisch + alpin, b) mediterran + pontisch-mediterran + atlantisch-mediterran + balkanisch + + balkanisch-pannonisch, c) kontinental + pontisch, d) endemisch, e) zirkumpolar + kosmopolitisch

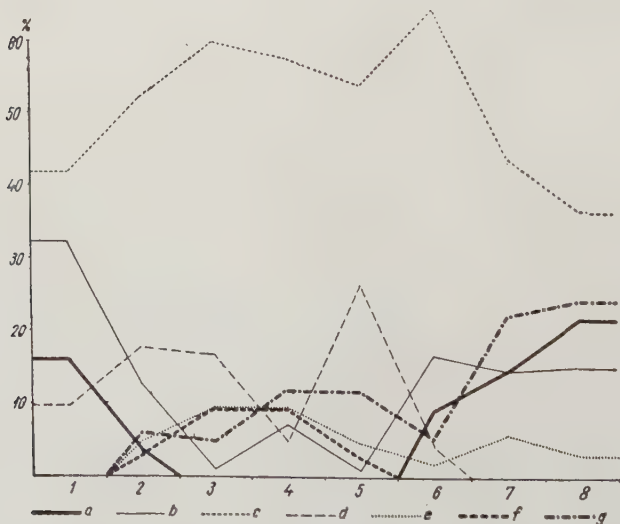


Abb. 9. Die Lebensformunterschiede der in den Phytozönosen der Probeffläche vorkommenden Pflanzen. 1—8. Phytozönosen wie in Abb. 8. a) = Mesophanerophyten, b) = Mikrophanerophyten, c) = Hemikryptophyten, d) = Therophyten, e) = Chamaephyten, f) = Nanophanerophyten, g) = Geophyten

#### 4. *Caricetum humilis*

Während die *Stipa pulcherrima*-Subassoziation die felsigen, steilen Standorte anzeigt, bevorzugt *Carex humilis* die tiefgründigeren Böden der flacheren Standorte. Sie ist eine verbreitete Phytozönose der Kalksteinplateaus und Felskanten des Nordungarischen Mittelgebirges, die sich auch auf dem Nagyoldal am obersten Teil des Hanges auf den sich verflachenden Stellen typisch ausgebildet hat. Im geschlossenen, dichten Rasen der *Carex humilis*-Assoziationen gedeihen im Frühjahr massenhaft *Adonis vernalis*, *Iris pumila*, *Pulsatilla grandis* und *Pulsatilla grandis* ssp. *slavica* mit ihren Übergängen, *Stachys recta*, *Verbascum phoeniceum* usw. Auffallend ist die grosse Zahl der Thero-phytenelemente (27,9%) (Abb. 9): *Arabidopsis thaliana*, *Bupleurum affine*, *Cerastium brachypetalum*, *C. pumilum*, *Geranium columbinum*, *Lithospermum arvense*, *Melampyrum cristatum*, *Saxifraga tridactylites*, *Thlaspi perfoliatum*, *Vicia lathyroides*, *Viola kitaibeliana* usw. Dieser Phytozönose wird zweifelsohne beim Bewaldungsprozess der Felsen eine grosse Rolle zukommen (Bodenanhäufungs- und Bodenausbildungstätigkeit). Häufig können in ihr auch *Rosa pimpinellifolia*-Sträucher angetroffen werden. Die Degradation des *Caricetum humilis* kann zu Verunkrautung bzw. mit der Abtragung der Bodenschicht zur *Stipa pulcherrima*-Subassoziation führen.

#### 5. *Seslerietum heuflerianae*

Die herausragenden grösseren Felsen des oberen Hangteiles werden vom *Sesleria heufleriana*-Rasen bedeckt. Dieser ist am Südhang des Nagyoldal unbedingt eine Reliktgesellschaft aus einer älteren Periode, was ausser durch die grosse Zahl der endemischen Arten (10,6%) auch durch den Umstand bewiesen wird, dass sich heute der umgebende Eichenwald an den weniger exponierten Stellen in den *Sesleria*-Rasen hineinzuziehen beginnt. Die Erscheinung und das Gedeihen von *Sesleria heufleriana* in südlicher Exposition lässt den Schluss zu, dass die ökologische Amplitude dieser Pflanze im Nordungarischen Mittelgebirge viel breiter ist, als man bisher auf Grund der Aufnahmen von ZÓLYOMI (1936) im Bükkgebirge angenommen hatte (Exp. NW, N, NE)<sup>6</sup>. Die Pflanze gelangte aller Wahrscheinlichkeit nach noch zur Zeit der Eiszeiten auf die warmen, südlich exponierten Kalksteinfelsen, seither verträgt sie die klimatischen Veränderungen sehr gut und ihr immer stärkeres Sichzusammenziehen ist nicht so sehr auf die für sie bereits ungünstigeren Mikroklimaverhältnisse (nicht wahre mikrotherme Art), als eher auf die (Soó, 1944) ökologischen und zönologischen Veränderungen zurückzuführen, die

<sup>6</sup> MEUSEL (1939) stellt von der Art *Sesleria coerulea* ihre breite ökologische Amplitude fest; *Sesleria heufleriana* verhält sich innerhalb eines kleinen Gebietes ähnlich wie diese Art.

durch den vom Plateau des Nagyoldal her vordringenden Wald verursacht wurden (z. B. Beschattung). *Sesleria*-Rasen mit ähnlich südlicher Exposition wie am Nagyoldal finden sich auch im Bükkgebirge (z. B. auf der südlichen Felsennase des Berges Vince Pál bei Répáshuta oder auf den von BOROS [1938] mitgeteilten Felsen des Berges Kúthegy bei Cserépfalu usw.). An diesen Stellen fehlen unter den Arten des *Sesleria*-Rasens bereits die wirklich montanen (subalpinen), an ihrer Stelle sind mediterrane und kontinentale Arten erschienen, *Sesleria* selber fühlt sich hier aber auch weiterhin wohl. *Sesleria heufleriana* ist also bei Berücksichtigung ihrer Standorte in Rumänien (Mezőség, SOÓ, 1944) und in der Ukraine (s. DEYL, 1946) nicht so sehr für einen karpatischen Endemismus (SOÓ—JÁVORKA 1951) als vielmehr für eine karpatische subendemische Art zu halten.

Unter den wenigen zwergwüchsigen Sträuchern des *Seslerietum* ist *Cotoneaster integerrima* ssp. *nigra* charakteristisch. Für seinen Unterwuchs sind kennzeichnend: *Aconitum anthora*, *Alyssum montanum* ssp. *brymii*, *Asyneuma canescens*, *Cytisus leucotrichus*, *C. procumbens*, *Thalictrum minus* usw.

#### 6. *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum*—*Waldsteinia*-Typ.

Am südlichen, südöstlichen und sich gegen Osten wendenden Saum des Nagyoldal, im Streifen zwischen dem *Querceto-Carpinetum* und *Tilio-Fraxinetum* des Plateaus einerseits und den Felsrasen des Berghanges anderseits finden sich charakteristische Waldflecken, die auf Grund ihres Habitus, ihrer Baumhöhe, ihrer standortkundlichen und ökologischen Verhältnisse bereits zum *Querceto-Lithospermetum* gezogen werden müssen, obgleich der Charakter ihres Unterwuchses einen Übergang zum *Querceto-Cotinetum* und zum Teil auch zum *Tilio-Fraxinetum* darstellt (*Querceto-Cotinetum* — *Melica*—*Waldsteinia*-Typ. JAKUCS, 1954). Die Baumschicht dieses Typs wird zum überwiegenden Teil von der Flaumeiche gebildet, mit Traubeneiche, gemeiner Esche und Elsbeere als Mischholzarten. Seine Strauchschicht mit einem Deckungswert von etwa 50% besteht vielenorts aus Sträuchern, die zu Bäumen von 3 bis 4 m Höhe gewachsen sind (*Acer campestre*, *Cornus mas*, *Crataegus monogyna* usw.). Die Baumstämme sind bis zu einer Höhe von 3 bis 4 m astfrei und mit Flechten bewachsen. Die Holzmassenproduktion liegt zwischen der des in der Talsohle befindlichen *Querceto-Lithospermetum* und *Querceto-Cotinetum* (durchschn. 254 m<sup>3</sup> je ha). In seinem Unterwuchs weisen *Brachypodium pinnatum* (hauptsächlich in den Lichtungen zwischen den Bäumen), *Melica uniflora*, *M. picta*, *Waldsteinia geoides* usw. grössere Abundanz-Dominanzwerte auf. In dem artenreichen Unterwuchs spielen die mediterranen und kontinentalen Elemente eine noch grosse Rolle, was den xerothermen Charakter dieser Assoziation bestätigt. Charakteristisch für diese Assoziation am Nagyoldal sind *Anemone silvestris*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Coronilla varia*, *Geranium*



*sanguineum*, *Glechoma hirsuta*, *Iris graminea* ssp. *pseudocyperus*, *Lactuca quercina*, *Lithospermum purpureocoeruleum*, *Peucedanum cervaria*, *Pulmonaria mollissima*, *Serratula tinctoria*, *Symphytum tuberosum* ssp. *nodosum*, *Trifolium alpestre* usw.

### 7. *Tilio-Fraxinetum* — *Melica*—*Waldsteinia*-Typ

Auf dem Plateau des Nagyoldal haben sich die Linden-Eschenwälder an den felsigen Hängen der tiefen Dolinen ausgebildet. Die meistens auf nur kleinen Gebieten befindlichen fragmentarischen Flecke sind in ihrer Art äusserst charakteristisch. Die Gruppen aus Sommerlinde, gemeiner Esche, Elsbeere und Traubeneiche zeigen entsprechend dem felsigen, steinigen Standort einen guten Wuchs (im Alter von 50 Jahren eine Höhe von 10—11 m, Stämme bis 6,5 m astfrei, Holzmasse von 230 m<sup>3</sup> je ha). In der spärlicheren Strauchschicht ist *Cornus mas* am häufigsten und *Rosa pendulina* charakteristisch. Im schwarzen Kalkhumus ist ein ausgesprochener geophytenreicher Frühjahrsaspekt anzutreffen (24%). Die Deckung des Rasens ist wegen der Felsen an vielen Stellen unterbrochen, seine zwei ständigen Pflanzen sind *Waldsteinia geoides* und *Melica uniflora*.

### 8. *Querceto-Carpinetum* — *Melica uniflora* — *Carex pilosa* und *C. brevicollis*-Typen

Die oberste Region des Nagyoldal gehört in die Eichen-Hainbuchenzone. *Fagetum* hat sich nirgends ausgebildet. Auch die Rotbuche erscheint bloss lokalklimatisch in nördlicher Exposition, manchmal selbst in grösseren Massen, doch können ihre Bestände höchstens als Subbassoziation des *Querceto-Carpinetum* bezeichnet werden. Das *Querceto-Carpinetum* weist im obersten Teil des Nagyoldal mehrere Typen auf. Die drei ausgedehntesten Typen sind der *Carex pilosa*-Typ auf den flacheren Teilen, der *Carex brevicollis*-Typ auf den felsigeren skelettreicheren Teilen und der *Melica uniflora*-Typ auf den wärmeren Teilen mit südlicher Exposition.

Die Hölzer des *Querceto-Carpinetum* sind ausser der Hainbuche und der Traubeneiche die gemeine Esche, der Spitzahorn und die Rotbuche als Einzelhölzer und manchmal auf tiefgründigerem Boden auch die Hängebirke als Überhälter. Obwohl der Eichen-Hainbuchenwald der Probestfläche ein noch junger Ausschlagwald ist (35 Jahre alt), gibt er dennoch bereits eine beträchtliche Holzmasse (242 m<sup>3</sup> je ha). Der *Carex pilosa*-Typ wird im Frühjahr am Nagyoldal durch *Asarum europaeum*, *Lilium martagon*, *Majanthemum bifolium*, gegen Ende des Sommers durch *Asperula odorata*, *Bromus ramosus* ssp. *benekeni*, *Carex pilosa*, *Elymus europaeus*, *Mercurialis perennis* usw. gekennzeichnet und von den übrigen Typen unterschieden. Das Erscheinen von *Carex brevi-*

*collis* an den felsigen Nord- und Westhängen der Dolinen hängt wohl damit zusammen, dass das Geröll an diesen Stellen nicht in das Tal hinabrollt, sondern sich an den Seiten der Doline anhäuft und den Boden feucht erhält. In diesem Typ sind ausser *Carex brevicollis* im Frühjahr noch *Erythronium dens-canis* sowie *Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Galanthus nivalis*, *Waldsteinia geoides* usw. charakteristisch. In dem *Melica uniflora*-Typ der wärmeren Hänge bildet ausser *Melica uniflora* selber auch *Brachypodium pinnatum* an zahlreichen Stellen einen zusammenhängenden Rasen.

### III. Die Ergebnisse der Standortsuntersuchungen

#### a) Grundgestein

Im Gebirge stellt das Grundgestein einen der wichtigsten Standortsfaktoren dar. Bei der Untersuchung des Grundgesteins hat man aber nicht nur auf die Beschaffenheit des Gesteins (z. B. Kalkstein, Dolomit, Tonschiefer usw.) zu achten, sondern man hat mit der gleichen Gründlichkeit auch das Alter des betreffenden Gesteins, seine Lagerungsverhältnisse, seine Gesteins-eigenschaften usw. zu untersuchen, die alle einzeln und in ihrer Gesamtwirkung das Bild der sich auf ihm ausbildenden Vegetation bedeutend beeinflussen können. Hierfür seien im nachstehenden zwei Beispiele vorgeführt.

Der Rónabükk genannte Berg (850 m) im Bükkgebirge wird auf der Hälfte seines Südhanges von der Talsohle bis zum Bergkamm von lichtgrauem, lamelligem Kalkstein aus der unteren Trias bedeckt. Auf diesem Standort, der von stark zusammengedrückten und zerbröckelten, an der Oberfläche langsam ständig aufeinander gleitenden Kalksteinplatten gebildet wird, steht ein schöner, alter Buchenwald vom *Asperula*- (bzw. *nudum*-) Typ. Die andere Hälfte des Hanges besteht ebenfalls aus Kalkstein, doch baut sich sein Material stellenweise aus kieselhaltigeren, karbonathaltigeren bzw. mergelhaltigeren (tonigen) Teilen auf. Der von den Tonmineralien stärker verunreinigte Kalkstein kann in grösserem Ausmass an der Bodenbildung teilnehmen, so dass im Gegensatz zu dem auf dem Kalksteingeröll der anderen Hälfte stehenden Buchenwald hier in derselben Exposition und — wie zu sehen war — gleichfalls auf «Kalkstein» als Grundgestein ein *Seslerio-Fagetum quercetosum* vom *Carex humilis*-Typ die Landschaft ziert. Die unmittelbare Ursache für diesen Unterschied dürfte wohl darin bestehen, dass die aufeinandergleitenden Kalkplatten den sich unterhalb von ihnen ausgebildeten Rendzinaboden (der sich wegen der Gesteinsbewegungen nicht anhäufen kann) ständig feucht und kühl halten, während sich auf dem Verwitterungsprodukt des stärker mit Ton verunreinigten Grundgesteins auch ein tiefgründigerer brauner Waldboden auszubilden vermag, dessen grössere Erwärmungs- und Austrocknungsfähigkeit die Entstehung des dortigen Eichenwaldes erklärt.

Auf den nordexponierten, körnigen, metamorphisierten, marmorartigen Kalksteinfelsen aus dem oberen Karbon des neben dem Rakacza-Bach (Cserehát) gelegenen Berges Királyhegy (275 m), in deren Zusammensetzung selbst mit dem Mikroskop keine Verunreinigungen nachgewiesen werden könnten, ist die Bodenbildung so gering (und was sich bildet, wird bald erodiert), dass sich auf ihm selbst das *Tilio-Fraxinetum* nicht auszubilden vermochte. Demgegenüber gedeiht im Jósvatal in völlig ähnlicher Lage und unter völlig ähnlichen Verhältnissen auf hellgrauen Kalksteinfelsen aus der unteren Trias (Anis) ein sehr schöner Wald (Übergang vom *Querceto-Carpinetum* zum *Tilio-Fraxinetum*, vgl. noch die Felsen des Ostromosberges, JAKUCS, 1952).<sup>7</sup>

Vom Gesichtspunkt der Vegetation ist auch die Kenntnis der Streich- und Fallverhältnisse des Grundgesteins (Kalksteins) von grösster Wichtigkeit. So erklärt z. B. ZÓLYOMI (ex. verb.) die Gegenwart des ausgedehnten, aus Steppenwiesen- und Buschwaldflecken bestehenden *Querceto-Cotineum*-Mosaiks auf dem Plateau des Hársbokorhegy im Budaer Gebirge sowie die Erfolglosigkeit seiner Beforstung mit Kiefern damit, dass die Kalksteinplatten parallel zur Plateauoberfläche, horizontal liegen, so dass sich die Wurzeln nur oberhalb der bloss wenige Spalten aufweisenden, zusammenhängenden Kalksteinplatten und innerhalb der dünnen Humusdecke zu verzweigen imstande sind. Die grossen Hitzeperioden des Sommers trocknen den Boden völlig aus, wobei die grosse Dürre zum Teil auch die jungen Kiefern, aber auch die sich gegebenenfalls auszubreiten strebende Verjüngung zugrunde richtet.

Der Fallwinkel der Probefläche am Nagyoldal beträgt im Durchschnitt 35°, seine Fallrichtung 155° (S—SE), seine Streichrichtung 215°, die zutage tretenden Schichtköpfe sind grob bankig und 1 bis 5 m breit.<sup>8</sup> Diese Anordnung der Schichten in südlicher Exposition begünstigt die Verkarstung. Wo nämlich die Humusdecke von diesen Schichtköpfen bereits abgewaschen ist, dort kann der Baum lediglich bei Ausnutzung einer eventuell zwischen zwei Schichtköpfen bestehenden Spalte sein Wurzelsystem in der Fallrichtung den feuchteren Stellen zu vortreiben. Die Ursache, dass man auf den öden Karstgebieten — obwohl selten — dennoch manchenorts kleinere oder grössere mit Bäumen bestandene Flecken (manchmal auch gutwüchsige Baumgruppen) antrifft, ist primär darin zu suchen, dass die Oberfläche des Kalksteinhanges niemals gleichmässig ist. Mit dem Auge nicht erkennbare Vertiefungen (flachekonkavere Teile) wechseln mit stärker herausstehenden, felsigeren (flachekonvexeren) Teilen. Der sich in den Vertiefungen angesammelte Boden wird schwerer ausgewaschen. Die an diesen Stellen gedeihenden Baumgruppen sind bei der Karstaufforstung als Ausgangsstellen von grösster Bedeutung.

<sup>7</sup> Für die Untersuchung des Alters, der Verunreinigungen und der Struktur der Gesteinsproben ist der Verfasser Prof. K. SZTRÓKAY zu Dank verpflichtet.

<sup>8</sup> Für die Durchführung der Messungen schuldet der Verfasser Geologen L. JAKUCS, dem Direktor der Aggteleker Tropfsteinhöhle, seinen besten Dank.



Die Kalksteinberge Ungarns weisen in den meisten Fällen physikalisch-geographische (geomorphologische) Karsterscheinungen auf. Vom Gesichtspunkt der Vegetation kommt den oberflächlichen grossen Karsterscheinungsformen, den Dolinen, den Ponoren, den Höhlenöffnungen usw. eine wesentliche Rolle zu. Die die eintönige flache Plateaufläche unterbrechenden Dolinen bedeuten z. B. für die Vegetation eine häufige Expositionsänderung. Dementsprechend finden sich an solchen Stellen dichte, mosaikartig angeordnete, fragmentalisch ausgebildete Flecken von Assoziationen bzw. Assoziationstypen. Hierfür gibt es zahlreiche Beispiele in jeder beliebigen Kalksteingegend Ungarns. So wechseln z. B. auf dem Plateau des Nagyoldal entsprechend dem dichten Netz von tiefen, mächtigen Dolinen (der Durchmesser dieser Dolinen erreicht manchmal 100—150 m, ihre Tiefe häufig 30 m) die Eichen-Hainbuchentypen regelmässig mit fragmentalisch ausgebildeten Linden-Eschenwäldern; die südexponierten Dolinenhänge sind mit Eichen-Hainbuchenwäldern vom *Melica*-Typ, die meistens felsigen Nordhänge mit Linden-Eschenwaldfragmenten und die Ost- und Westhänge der Dolinen mit den Übergängen dieser beiden bestanden. Die zwischen den Dolinen befindlichen flacheren Rücken werden von Eichen-Hainbuchenwäldern des *Carex pilosa*-Typs bestockt; auf dem im Unterteil der Doline angehäuften mächtigen, feuchteren Boden bildet in der Regel die Zitterpappel (*Populus tremula*) (am ehesten als Überhälter) kleinere zusammenhängende Flecke.

Die übrigen geographischen Karstformen — Schlucklöcher, Schlote und Höhlen (besonders die nahe zum Eingang gelegenen Teile der letzteren) — dienen zum Teil schon wegen der aus ihnen ständig herausströmenden kühlen Luft in jedem Falle als Zufluchtsort für die mikrothermen Reliktpflanzenarten. Als Beispiel hierfür sei einerseits auf die Abhandlung über die Vegetation des Einganges der Szilice-Eishöhle (BOROS. 1935) und andererseits auf die — im Vergleich zu ihrer Umgebung — mikrotherme Vegetation der tiefen Ponore in der Umgebung von Aggtelek (JAKUCS, 1954) verwiesen.

Besonders und eingehender soll hier der auf der Oberfläche des Kalksteins vor sich gehende physikalisch-geographische Verkarstungsprozess, die Bildung von Karren, und der Zusammenhang dieses Prozesses mit der Vegetation behandelt werden.

Als Karren werden im allgemeinen die auf der Oberfläche des Gesteins befindlichen Unebenheiten (Furchen) bezeichnet. (Im weiteren sind unter dem Begriff Karren immer die ungarischen Karrenformen, in erster Linie die auf der Oberfläche des Kalksteins vorhandenen kleineren Löcher, Spalten und Furchen zu verstehen.) In Ungarn gibt es an zahlreichen Orten Karrenbildung, die schönsten Karrenerscheinungen finden sich jedoch zweifellos auf dem Gebiete des Tornaer Karstes.

Mit der Entstehung der Karrenformen befasst sich eine grosse Literatur. Seit dem Anfang des 18. Jahrhunderts bis zu unseren Tagen beschäftigte sich eine lange Reihe von Arbeiten und Abhandlungen mit den Fragen der Entstehung der Karren, vor allem in den Kalksteingebieten der Alpen und im jugoslawischen Karst. (Eine Zusammenfassung der diesbezüglichen Literatur s. bei ECKERT, 1896, LINDNER, 1930 usw.) Die sich mit der Erforschung der Karren befassenden grossen Geographen der Jahrhundertwende, wie ECKERT, CVIJIĆ, PENCK usw.

schrieben nach Berücksichtigung der bis dahin erhaltenen Untersuchungsergebnisse und nach Zusammenfassung der über die Entstehung der Karren geäusserten Ansichten die Ausbildung der häufig bizarre Formen aufweisenden Karren in erster Linie der Korrosionswirkung des den Kohlendioxyd der Luft aufnehmenden Niederschlages zu, der durch die strukturell bedingten feinen Risse in den Kalk eindringt und ihn so auslaugt.

LINDNER schreibt in seiner grossen Arbeit über die Karren (1930) zusammenfassend folgendes: «Die Karrenbildung ist bedingt durch mannigfache, zum Teil unabhängige Faktoren: solche, die in der Art des Gesteines begründet sind (petrographisch-chemische Zusammensetzung, physikalisch-strukturelle Eigenschaften) und andere, die gleichsam an das Gestein



Abb. 10. Infolge der Wirkung der Wurzeltätigkeit entstandene Karrenlöcher in dem an die Oberfläche gelangten Kalksteineisen bei Aggtelek. (Magyar Foto, HOLLENZER)

herangebracht werden (Klima bzw. Höhenlage, damit zusammenhängend Beschaffenheit der Atmosphäre, Temperatur, Wirkung von Schnee und Eis, Spaltenfrost, tektonische Vorbereitung des Karrenphänomens, glaziale Vorbearbeitung des Bodens, Einfluss der Vegetation und der Humusschicht)». (Unter Vegetation versteht LINDNER ausschliesslich die niederen Pflanzen, d. h. die Kryptogamen.)

An dieser Stelle soll der Zusammenhang zwischen der höheren Vegetation und den Karren bzw. die karrenausbildende Wirkung der höheren Pflanzen näher beleuchtet werden. Wenn man die Literatur über die Karren überblickt, so ist ersichtlich, dass diese Frage immer nur nebenbei behandelt wurde. Zwar zielt ECKERT (1902) darauf hin, dass die in den Wurzeln der Pflanzen befindlichen Säuren die Entstehung von Karren begünstigen, doch sehen die späteren Forscher in den höheren Pflanzen eher ein Hindernis für die Karrenbildung. In diesem Sinne äussert sich auch z. B. SAWICKI (1909), der behauptet, dass «die Karrenform solange nicht entwicklungsfähig bleibt, solange der Deckmantel nicht weggeschafft, die Kalkoberfläche nicht entblösst wird». Auch der grosse ungarische Botaniker DÉGEN nimmt in ähnlichem Sinne Stellung (1936): «Sie (die Karren) entstehen dort, wo keine schützende Vegetations- oder Humusdecke das Gestein gegen chemische Erosion schützt, oft genügt auch der Schutz einer Geröll-



decke, um die Karrenbildung hintenzuhalten». BULLA erklärt in seiner «Allgemeinen Natürlichen Geographie» (1954) geradezu, dass «die dichte Pflanzendecke nicht günstig für den Prozess der Karrenbildung ist».

LEEL-ÖSSY (1952) versucht auf Grund seiner Karrenforschungen in Ungarn in dieser Frage auf dem Mittelweg zu bleiben. Zwar deutet er an, dass die Anzeichen dafür sprechen, dass man selbst unter der Vegetation und dem Boden Karren finden kann, «doch ist es zweifellos — schreibt er —, dass die Vegetation durch ihre Mitwirkung an der Bodenentwicklung die Entstehung von Karren hemmt». Laut LEEL-ÖSSY zieht das Fortschreiten der Karrenbildung geradewegs das Absterben der Vegetation nach sich. Während des Entstehungsprozesses der Karren «werden die Karrenböden immer charakteristischer und schärfer und ragen immer dichter aus der Oberfläche heraus. Die Oberfläche wird immer unbegebar. Der die Furchen ausfüllende Boden verschwindet langsam vollständig und zusammen mit ihm verschwindet auch die Vegetation. Der Wald wird zuerst von Gebüsch, dann von dichten degradierten Sträuchern abgelöst, schliesslich wird das Karrenfeld zu einer öden und kahlen Felsenfläche». LEEL-ÖSSY sieht die Reihenfolge der eintretenden Veränderungen völlig richtig, doch packt er das Wesentliche — ähnlich wie viele andere sich mit der Karstforschung beschäftigende Geographen — von der falschen Seite an. Er stellt nämlich die Karrenbildung als Ursache in den Mittelpunkt des Prozesses und erklärt das Aussterben der Vegetation mit dem Fortschreiten der Karrenbildung. In der Wirklichkeit ist jedoch der Ablauf dieses Prozesses gerade umgekehrt. Als Folge der Degradation des Waldes wird auch der Boden immer stärker abgetragen (in verhältnismässig recht kurzer Zeit) und es gelangt die bereits seit alters her ausgebildete (inzwischen vielleicht öfters mit Erde bedeckte und wieder kahlgewaschene) Karrenform an die Oberfläche. Und wenn eine weitere Degradation (Weide, Brand usw.) wiederholt zu einer neuerlichen Auflichtung der Vegetation beiträgt, so wird der Boden noch mehr abgetragen, wodurch die Karren dann noch mehr freigelegt werden.

Die oben geschilderte, allgemein anerkannte Anschauung über das Verhältnis zwischen Vegetation und Karren stammt einerseits daher, dass die sichtbaren Karrenformen meistens nackt sind. Die unterhalb der Vegetation befindlichen, mit Erde bedeckten Kalksteinflächen und deren Karrenformen gelangen nur selten an die Erdoberfläche (Bodenaufschliessungen, Gruben usw.). Andererseits stammt diese die Rolle der Vegetation vernachlässigende Anschauung daher, dass in den Alpengebieten und im allgemeinen in den Gegenden mit einem mediterranen Klima, wo die meisten solche Untersuchungen erfolgten, die gewaltigen Niederschlags- und Schmelzwassermengen die Oberfläche des Kalksteins tatsächlich sozusagen vor unseren Augen formen. Und da an den herausragenden Felsen zumeist nur entwickelte Flechten- und Moosbestände anzutreffen sind, ist es leicht begreiflich, dass ein Grossteil der Forscher das Verhältnis zwischen Pflanze und Karren nur in der verwitternden Rolle der Flechten und Moose sowie in der geringfügigen Lösungswirkung der von diesen stammenden Säuren sieht.

Es sei noch die bekannte Tatsache erwähnt, dass die im Boden befindlichen Humussäuren zur Zerstörung des Gesteins beitragen können, sofern sie mit dessen Oberfläche in Berührung kommen. ECKERT (1898) stellt die allgemeine Regel auf, dass die Humussäure einer mit Erde bedeckten Kalksteinfläche, wenn sie in die Tiefe gewaschen wird, so sehr die Auflösung des Gesteins fördert, dass an dessen Oberfläche niemals grobe oder gezackte Formen zu finden sind. Das heisst, dass sich nach ECKERT unter der Humusdecke selbst die noch vorhandenen Karren glätten.

Im Gegensatz zu den hier geschilderten, allgemein anerkannten Ansichten — bzw. zum Teil für sie — sollen in Kenntnis der neuesten pflanzenphysiologischen und bodenbiologischen Forschungen im nachstehenden einige neue Gesichtspunkte in die Diskussion geworfen werden.<sup>9</sup> Das Wesen dieser ist: die höhere Vegetation trägt durch die säureausscheidende Tätigkeit ihrer Wurzeln sowie durch die Sammlung der Mikroorganismen des Bodens um ihr Wurzelsystem und durch die so gesteigerte Säurebildung sehr stark zum Prozess der Karrenbildung unter der Bodenoberfläche bei, so dass sie eine der primären Ursachen der Ausbildung von Karren sein kann.

Im Lehrbuch von SACHS (1865) wurde zuerst jener heute bereits als klassisch ansprechbare Versuch beschrieben, bei dem er die auf Kalkstein anzutreffenden Wurzelabdrücke so nachahmte, dass er geschliffene Marmorplatten in Töpfe legte, auf sie Sand goss und danach Pflanzen in die Töpfe setzte. Nach einer gewissen Zeit erschienen auf den Platten durch die Korrosion hervorgerufene Zeichnungen, die mit dem Verlauf der Wurzeln übereinstimmten. Diese Tatsache wird von FREY-WYSSLING (1949) kurz wie folgt zusammengefasst: die Wurzeln scheiden im Zusammenhang mit der Stoffaufnahme Säuren aus, von denen die Kohlensäure die wichtigste ist. In dem zusammenfassenden Werke von FEHÉR (1954) über die Boden-

<sup>9</sup> Für die Überlassung der pflanzenphysiologischen Literatur sei hier Adjunkten L. PÓLYA der beste Dank ausgesprochen.



biologie werden unter den biologischen Faktoren der Bodenausbildung auch die höheren Pflanzen erwähnt, deren Wurzeln die Felsen des Untergrundes sprengen und die durch die Produktion von Kohlensäure und anderen lösenden Sekreten die noch unzersetzten Teile zersetzen.

Gleichwertig der Säureausscheidungswirkung des Wurzelsystems von höheren Pflanzen scheint die Tatsache zu sein, dass die Pflanzenwurzeln infolge ihrer ständigen Ausscheidung von verschiedenen organischen Verbindungen in den Boden gleichsam eine Anziehungskraft auf die Bodenbakterien und andere Mikroorganismen ausüben und diese um sich sammeln (MAXIMOW, 1948). Diese Mikroorganismen führen im Laufe ihrer Lebensaktivität dem Boden Säuren und Kohlendioxyd zu, was in hohem Grade zur Ausbildung der Karren beiträgt. FEHÉR schreibt in seiner oben angeführten Arbeit: «Die Bodenbakterien und Pilze... nehmen teils unmittelbar an der Zersetzung der das Gestein bildenden Mineralien teil (Schwefel-, Eisenbakterien usw.) und teils — und dies ist ihre wichtigste und allgemeinste Tätigkeit — mittelbar durch ihre Stoffwechselprodukte ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{SO}_4$  und organische Säuren)».

Auch RIPPEL—BALDES (1952) behandelt ausführlich die Möglichkeiten der Lösungswirkung der von den Bodenmikroorganismen ausgeschiedenen anorganischen und organischen Säuren. Es ist zu betonen, dass von allen Säuren, die von den Mikroorganismen im Laufe der Karrenbildung produziert werden, die grösste Bedeutung naturgemäss der Kohlensäure zukommt. Die Kohlensäure löst nämlich das Kalziumkarbonat leicht zu gut löslichem Kalziumhydrokarbonat. Dieser Prozess hat bei der pflanzlichen Nährstoffaufnahme aus dem Boden eine sehr grosse Bedeutung, kann aber auch in entscheidender Weise zur Karrenbildung beitragen. Ein gutes Beispiel für das Ausmass der Korrosionswirkung durch die Kohlensäureproduktion der Mikroorganismen stellen die starken Beschädigungen der öffentlichen Gebäude in London dar (PAINE, 1933).

Es ist eine bekannte Tatsache (LUNDEGÅRDH, 1954), dass die atmosphärische Luft verhältnismässig wenig Kohlendioxyd enthält (0,03—0,04 Volumprozent, was 0,00055 g Kohlensäure je Liter entspricht), wogegen die Kohlensäuremenge in der Bodenluft weit grösser ist und gegebenenfalls mehrere Prozente betragen kann. Diese Kohlendioxydmenge ist zum Teil das Ergebnis der Atmungs- oder Abbautätigkeit (z. B. Zelluloseabbau) der Pflanzenwurzeln, zum Teil das der bodenbewohnenden Biozöosen (Bakterien, Bodenfauna usw.).

Auf diese Weise werden die Mikroorganismen zu wichtigen Faktoren der Gesteinsverwitterung und — indem sie sich um die Wurzeln scharen — zusammen mit deren lenkenden und an sich schon verwitternden Tätigkeit auch zu den Triebkräften des Karrenbildungsvorganges.

Einzig und allein mit der Tätigkeit der Wurzeln und Mikroorganismen lassen sich die zahlreichen Karrenformen der ungarischen Kalksteingebiete erklären, z. B. die im Fels schräg nach unten verlaufenden runden Löcher, die wurzelförmigen Rillen usw. (Die Entstehung der runden Löcher versuchte DEGEN (1936) derart zu deuten, dass die Stürme das sich in ihnen angesammelte Regenwasser in eine Wirbelbewegung brachten, die dann die Löcher in das Gestein vortrieb.)

Diese Beweise führen zur Schlussfolgerung, dass die Karrenbildung unter dem Boden und der Pflanzendecke nicht aufhört und verkümmert, sondern im Gegenteil dort intensiv vor sich geht.

Hier ist zu bemerken, dass zur oben skizzierten Lebenstätigkeit der Mikroorganismen mehrere Faktoren notwendig sind. Unter diesen sind besonders eine angepasste Temperatur und ein optimaler Feuchtigkeitsgrad von Wichtigkeit. Dies wird schon durch die Tatsache bestätigt, dass der  $\text{CO}_2$ -Gehalt des Bodens im Sommer sein Maximum erreicht (FEHÉR, 1954). Ein wärmeres, niederschlagsreicheres Klima von mediterranerem Charakter ist also auch für das Pflanzen- und Bodenleben günstiger; eine intensivere Boden- und Pflanzenaktivität beschleunigt wiederum — wie bereits erwähnt — die Karrenbildung. Die gesteigerte Karrenbildung im mediterranen Klima wurde schon von SAWICKI (1909) wahrgenommen, wobei er richtigerweise ihre Ursache in der wärmeren Temperatur und im niederschlagsreicheren Klima suchte, allerdings nicht mittelbar durch die Pflanzen, sondern durch unmittelbare Einwirkung auf die Oberfläche. Sein Standpunkt ist richtig, obwohl sich wahrscheinlich auch die Karrenformen eines Teiles des dalmatinischen Karstes und der Karste des Mittelmeergebietes unter der Pflanzendecke ausgebildet haben dürften, doch hat hier die an der Oberfläche wirkende Korrosion die primären Karrenformen, die mit der (durch menschlichen Einfluss eingetretenen) Vernichtung der Pflanzendecke an die Oberfläche gelangt waren, seither stärker umgeformt.

In Kenntnis der karrenausbildenden Wirkung der Vegetation und der Mikroorganismen muss man die primäre Entstehungszeit der heute an der Oberfläche befindlichen Karren des Tornaer Karstes und des Bükkgebirges wahrscheinlich in einer für die Vegetation günstigeren klimatischen Zeit suchen. Zieht man die neuesten Ergebnisse der Holzkohlenuntersuchungen und der Pollenanalysen in Betracht (zusammenfassend s. ZÓLYOMI, 1952), so wird man finden, dass das Gebiet unseres Landes bloss (!) seit dem letzten Interglazial mehrmals ein weit wärmeres, niederschlagsreicheres Klima aufgewiesen hat als heute. So hat man denn die Haupt-

phasen der Entstehung der ungarischen Karren in diese Zeiten zu verlegen und den Gang der Karrenbildung als einen sich bald beschleunigenden, bald verlangsamenden, aber ständigen Prozess aufzufassen. Infolge der Waldrodungen in den letzten Jahrhunderten sind die Karrenformen vielenorts an die Oberfläche gelangt (solche frisch an die Oberfläche gelangte Formen dürften z. B. die Karren beim Verestó in der Nähe von Jósavafő sein), wo sie jetzt in ihrer Entwicklung unseren klimatischen Verhältnissen entsprechend langsamer fortschreiten, ja sogar auf Wirkung der Insolation eher abbröckeln und auseinanderbrechen (Nagyoldal).

Es erscheint als wahrscheinlich, dass der Prozess der Karrenbildung sowohl heute als auch früher am intensivsten unter den aus Bäumen und Sträuchern bestehenden Pflanzengesellschaften von mediterran-xerothermem Charakter vor sich ging. Solche Pflanzengesellschaften sind in Ungarn vornehmlich das mit der Flaumeiche charakterisierbare *Querceto-Cotinetum*. Die Felsen am Gipfel des Bélkő-Berges im Bükkgebirge zeigen herrliche Karrenformen. Die Vegetation besteht hier heute aus Felsrasen (*Festucetum glaucae* und *Seslerietum heuflerianae*) und Steppe (*Festucetum sulcatae* und *Caricetum humilis*). Die am Gipfel des Berges befindlichen Karrenformen haben sich jedoch bereits zu jener Zeit ausgebildet, als an den Standorten der heutigen Felsrasen und Steppenhänge noch Karstbuschwald stand. Heute sind auf dem baumlosen, von jeder Erddecke entblößten Plateau die Karren eher im Untergang begriffen, obwohl sie gerade hier scheinbar am typischsten sind, weil hier der Boden von ihnen am stärksten abgetragen wurde. Am Bélkő-Berg wird dann die unterhalb der Rasengesellschaften gelegene Vegetationszone vom Karstbuschwald gebildet. Hier ist der Gang der Karrenbildung auch heute intensiver, die alten, knorrigen, zähen, zwergwüchsigen, um ihren Fortbestand stärker kämpfenden Bäume dringen unerbittlicher in die Felspalten ein als im gutwüchsigen, auf einer mächtigen Bodenschicht stehenden Wald am Fusse des Hanges, wo die Karrenbildung im Vergleich zum oberen Bergteil erst in sehr geringem Ausmass eingesetzt hat und in einem weit langsameren Rhythmus vor sich geht.

Bei Zusammenfassung des hier über die Karrenbildung Gesagten wird man feststellen dürfen, dass das Bodenleben unbedingt zur Karrenbildung beiträgt. Insbesondere der Umstand, dass ein grosser Teil der sich um die Wurzeln scharenden Mikroorganismen und auch die Wurzeln selber im Interesse ihrer Ernährung das Gestein durch die Ausscheidung von Säuren lösen, fördert das Fortschreiten der Karrenbildung. Auch die Feuchtigkeit und das Regenwasser sickern in erster Linie längst der Wurzeln in die Tiefe, da diese infolge ihrer Sprengwirkung leichter in die Risse des Kalksteins eindringen können. Die Karrenbildung ging zu jeder Zeit und geht auch heute am intensivsten unterhalb der an der äussersten Grenze der Vegetationsmöglichkeiten stehenden zähen, zwergwüchsigen, mit Sträuchern durchsetzten Wälder und Buschwälder vor sich. Auf diese Weise kann das Wurzelsystem der höheren Pflanzen durch seine unmittelbare und mittelbare chemische Wirkung eine der Hauptursachen für die Ausbildung der Karren sein.

Weniger gilt das hier Gesagte für die aus gewaltigen Formen bestehenden Karren der Alpen, wo die primäre karrenbildende Rolle zweifellos den Gletschern, dem Schneewasser und anderen Wässern zukommt.

### Bodenverhältnisse<sup>10</sup>

Sowohl auf dem Kalkstein des Tornaer Karstes als auch auf dem des Bükkgebirges sind zwei Bodentypen weit verbreitet: die humusreichen Rendzinaböden und die tiefgründigeren, lehmigen braunen Waldböden. Diese beiden

<sup>10</sup> Unter freundl. Mitwirkung von P. STEFANOVITS, Leiter der Bodenkundlichen Abteilung des Agrochemischen Forschungsinstituts, Budapest.

stehen sehr oft miteinander in einer engen Beziehung. Häufig können sie nur in degradiertem Zustand angetroffen werden, so dass dann ihre Bestimmung schwieriger ist. Häufig haben sie sich unmittelbar auf dem Grundgestein aus Kalk ausgebildet, ein andermal wiederum auf fossilen Bodenbildungen. Die hauptsächlichen Abweichungen, die trotz der Ähnlichkeit der Böden der beiden Gebiete bestehen, lassen sich aus den Unterschieden erklären, die eine Folge der verschiedenen klimatischen und morphologischen Verhältnisse des wesentlich höheren, kühleren Bükkgebirges einerseits und des aus weiten, flachen, grossen, wärmeren Plateaus bestehenden Tornaer Karstes anderseits sowohl heute wie auch während der vergangenen Klimaänderungen sind.

Mit der kurzen Beschreibung der Böden der Probefläche sollen zugleich auch die verbreitetsten Bodentypen der Kalksteinplateaus des Tornaer Karstes charakterisiert werden.

Am Fusse des Nagyoldal hat sich unter dem *Querceto-Lithospermetum* tiefgründiger brauner Waldboden ausgebildet. Seit langen Jahrtausenden häufen sich hier das am Hang heruntergeglittene Geröll und die abgewaschenen Verwitterungsprodukte an. Die verdickte Bodendecke verpodsolisiert sich nicht (ihr pH-Wert beträgt an der Bodenoberfläche 7,3 und in einer Tiefe von 20 cm 6,6), u. a. auch deshalb nicht, weil die Aufschüttung durch die mit Kalzium gesättigten Verwitterungsprodukte, die ohne Unterlass von den höheren Hängen herabrollen, die Versäuerung verhindert.

Unterhalb der den mittleren Teil des Berghanges grösstenteils bedeckenden Phytozönosen (*Festucetum sulcatae* und *Caricetum humilis stipetosum*) findet sich humusreichere und skelettreiche braune Rendzina. Der an Ort und Stelle entstehende Boden vermag sich nicht anzuhäufen, die Verwitterungsprodukte werden ständig zusammen mit dem Kalksteingeröll den Hang hinuntergewaschen. Zwischen den braunen Waldböden des Hangfusses und den braunen Rendzinaböden der Steppenwiese liegt eine Übergangszone mit einer mosaikartigen Mischung der beiden Böden. Auf den Stellen mit mächtigerem Boden haben sich die Buschwaldflecken des *Querceto-Cotinetum* und auf den flachgründigeren Stellen seine Steppenwiesenteile ausgebildet. Auch an einzelnen Stellen der in der Hangmitte bereits zusammenhängenden Steppenwiese finden sich kleinere oder grössere Waldflecken (in den flachen Vertiefungen des Kalkgesteins) und unter diesen sind die Böden—ähnlich wie unter den Buschwaldteilen — stets tiefgründiger. Die im oberen Drittel des stark mit Steinen durchsetzten braunen Waldbodens dicht anzutreffenden Tiergänge, die mit aus der Tiefe heraufbeförderter Roterde angefüllt sind, weisen darauf hin, dass die Buschwaldteile an diesen Stellen nicht sekundär entstanden sind, sondern eher den Charakter von Relikten aufweisen und nun wegen der durch die Degradation bewirkten Bodenabtragung immer mehr zusammenschrumpfen.

Unter den ursprünglichen Felsrasen des oberen Drittel des Berghanges, unter dem *Seslerietum heuflerianae* und dem *Caricetum humilis* befindet sich



humusreiche, krümelige schwarze Rendzina. Der Boden des *Seslerietum* ist in den Felsspalten dünner, unterbrochener, der des *Caricetum humilis* auf der flacheren Kalksteinoberfläche zusammenhängender, mächtiger. Die dichte Rasenvegetation legt an beiden Standortstypen Zeugnis vom starken Humusgehalt ab.

Die Bodenschicht unter dem *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum*—*Waldsteinia*-Waldtyp gleicht sehr dem Boden unter den Buschwaldteilen des *Querceto-Cotinetum*. Unter der den vielen Kräutern entsprechend ausgebildeten mächtigeren, krümeligen Humusschicht (10 cm) findet sich bis zum Grundgestein eine von Tiergängen durchzogene skelettreiche polyedrische Roterde (60 cm). Die Böden der *Querceto-Carpineta* des Hochplateaus sind in der Oberschicht leicht humushaltige, braune Waldböden, deren Tiefe unter den verschiedenen Waldtypen schwankt (10—60 cm). Unter den *Tilio-Fraxineta* der Dolinenfelsen wird der Boden von schwarzem Kalkhumus gebildet, der sich unter den aufeinander gehäuften Felsblöcken in grössere Tiefen hinunterziehen kann.

Die Ergebnisse der Bodenuntersuchungen des Buschwaldteils des *Querceto-Cotinetum*, der bei der Aufforstung der öden Karstflächen in erster Linie als Ausgangspunkt in Betracht kommt, sollen in der nachstehenden Tabelle mit den Bodenuntersuchungsergebnissen der ihm am nächsten stehenden zwei benachbarten Phytozönosen (*Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum*—*Waldsteinia*-Typ und *Festucetum sulcatae*-Typ) verglichen werden:

	pH	Y <sub>1</sub>	Y <sub>2</sub>	Humus	hy	T	S	V
<i>Querceto-Cotinetum</i> Buschwaldteil:								
0—20 cm .....	6,4	11,2	—	6,5	5,9	114,8	35,5	29,0
Tiergänge enthaltende Schicht ..	5,6	79,4	37	4,2	5,7	78,3	19,0	34,0
<i>Querceto-Lithospermetum</i> — <i>Brachypodium pinnatum</i> — <i>Waldsteinia</i> :								
0—20 cm .....	6,8	7,7	—	8,2	6,1	84,3	46,5	55,0
<i>Querceto-Cotinetum</i> Steppenwiesenteil:								
0—10 cm .....	7,2	2,7	—	9,9	6,1	99,4	52,4	52,7

In den vier verglichenen Proben sind das adsorbierte Mg (10 Gewichtsprozent), das K (2—3 Gewichtsprozent), das Na (0,2—1 Gewichtsprozent) mit ungefähr gleich grossen Werten vertreten, und überall dominiert das Ca (85 Gewichtsprozent).

Unter den vier Bodenproben fällt jedoch das von den Tiergängen durchzogene Material infolge seines abweichenden Charakters in die Augen: die verhältnismässig hohen Werte der hydrolytischen Azidität ( $Y_1$ ) und der Austauschazidität ( $Y_2$ ), der kleinere Prozentsatz der Summe der adsorbierten Kationen ( $S$ ) und der kleine Sättigungswert ( $V\%$ ) legen Zeugnis davon ab, dass sich unter der heutigen Bodendecke in den Hohlräumen des Kalksteins auch in grösseren Mengen terrestrische Bildungen eines älteren geologischen Zeitalters befinden können und dass dieses Material von den Tieren in das höher gelegene Bodenprofil gefördert wurde. Diese Tatsache bestätigt den Reliktcharakter der Waldflecken, d. h. dass sich diese Waldflecken auch in der Mitte des Nagyoldal-Hanges bis zum heutigen Tage erhalten hätten, wenn die Bodenabtragung nicht fortgeschritten wäre. Die ähnlichen Sättigungswerte ( $V\%$ ) des geschlossenen Waldes des *Querceto-Lithospermetum* und der Steppenwiese des *Festucetum sulcatae* unterstützen die Annahme, dass die Böden der sekundären oder grösser gewordenen Steppenrasenflecken ursprünglich im dickeren Zustande für den Waldbau geeignet waren und dass sie bei einer neuerlichen Anhäufung wiederum dafür geeignet sein werden.

### Mikroklima

Über die Mikroklimaverhältnisse der Probefläche wurde bereits im Jahre 1954 ausführlich berichtet (JAKUCS. 1954). Aus diesem Grunde seien hier nur kurz die wesentlichsten und wichtigsten Merkmale hervorgehoben.

Die ausgeglicheneren Werte des Mikroklimas im *Querceto-Lithospermetum subnudum*-Typ der Talsohle sowie das unter dem Einfluss der Talnähe stehende kühlere und feuchtere Mikroklima schafft für den Wald günstige Bedingungen. Der infolge der Beschattung, der Windgeschützttheit und nicht zuletzt infolge der Wirkung der Streudecke feuchtere, gleichmässig temperierte Boden fördert das Erstarken der Verjüngung und gewährleistet das normale dynamische Gleichgewicht des Waldes.

Die Phytozönose des *Caricetum humilis stipetosum* in der Mitte des Hanges hat ein sehr warmes und sehr trockenes Mikroklima. Die Mosaikgesellschaft des zwischen diesen beiden Phytozönosen anzutreffenden Flaumeichen-Karstbuschwaldes steht (wenn man die Werte seiner Mosaikteile zusammenzieht) im ganzen genommen zwischen Hochwald und Steppe. Betrachtet man jedoch das Mikroklima der einzelnen Mosaikteile gesondert, so wird man finden, dass die Temperaturverhältnisse der Buschwaldteile kaum etwas höher als beim *Querceto-Lithospermetum* sind. In den Buschwaldteilen ist die Lufttrockenheit, d. h. die Verdunstung dagegen mehr als zweieinhalbmal so gross wie in dem ein feuchteres Mikroklima aufweisenden geschlossenen Wald und bloss kaum einhalbmal weniger als im Steppenwiesenteil des Mosaiks. Dieser zeigt wieder höhere Temperaturwerte und eine grössere Verdunstung als der Felsrasen

(*Caricetum humilis stipetosum*) (Abb. 11). Die Erklärung hierfür ist, dass auf den Lichtungen des Mosaiks die ausgleichende, mässige Wirkung des Windes

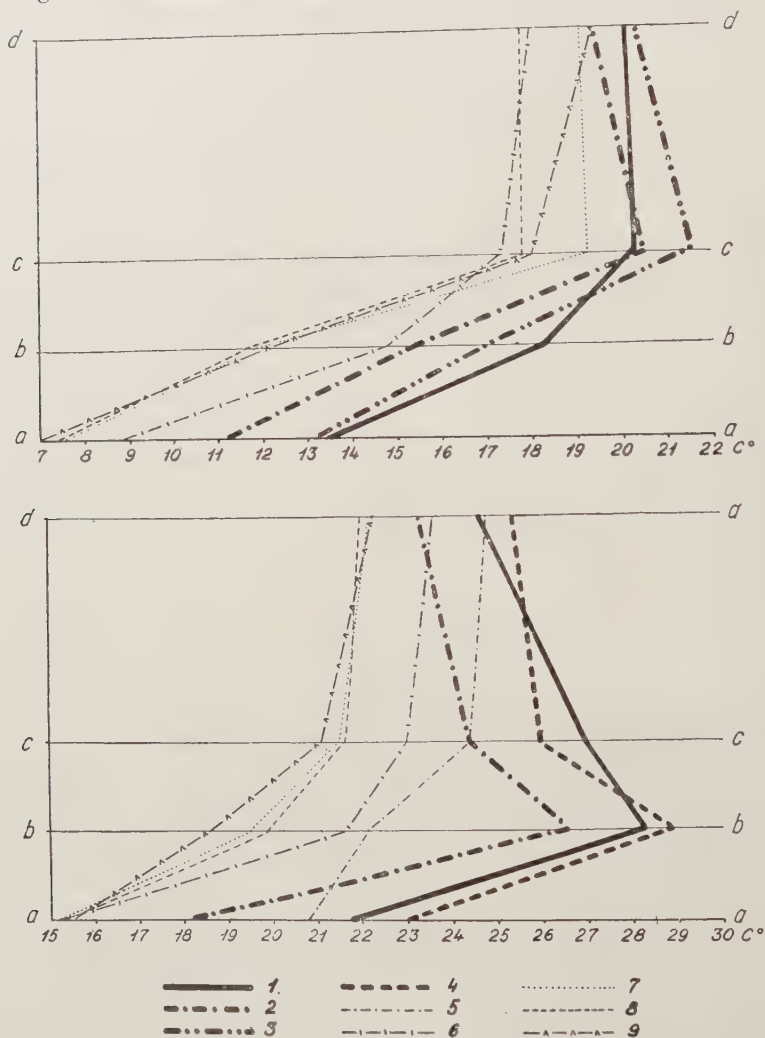


Abb. 11. Die Änderung der Temperaturdurchschnittswerte am Nagyoldal im Frühjahr und Sommer, im Boden, an der Bodenoberfläche, in 20 cm und in 2 m Höhe über dem Boden. 1. *Caricetum humilis — stipetosum*. 2. *Caricetum humilis*. 3. *Seslerietum heuflerianae*. 4. *Querceto-Cotinetum* — Steppenwiesenteil. 5. *Querceto-Cotinetum* — Buschwaldteil. 6. *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum*—*Waldsteinia*-Typ. 7. *Querceto-Carpinetum* — *Carex brevicollis*-Typ. 8. *Querceto-Carpinetum* — *Carex pilosa*-Typ. 9. *Tilio-Fraxinetum*. a) 20 cm tief im Boden, b) an der Bodenoberfläche, c) 20 cm über dem Boden, d) 2 m über dem Boden

nicht zur Geltung gelangt und dass hier bis zu einem gewissen Grade Wärmekessel entstehen. Diese Temperaturverhältnisse verursachen dann die frühere Austrocknung des Bodens in den Steppenwiesenteilen des *Querceto-Cotinetum*



und wirken sich auch ungünstiger auf den Holzwuchs des Buschwaldteiles aus. Ebenfalls auf das spezielle Mikroklima des Flaumeichenwaldteils des Mosaiks dürfte es zurückzuführen sein, dass hier die Aufforstungsversuche meistens erfolglos blieben und dass sich bei diesen der stark austrocknende Boden nur weiter degradierte.

Das Mikroklima der beiden Felsrasen, des *Seslerietum* und des *Caricetum*, zeigt starke Abweichungen voneinander. Das *Seslerietum* ist gleichmässig warm, trocken, ähnlich wie das *Caricetum stipetosum*. Das *Caricetum humilis* weist demgegenüber einen äusserst extremen Charakter auf. In diesem finden sich die grössten Unterschiede zwischen der Tages- und der Nachttemperatur am ganzen Nagyoldal. Eine der Ursachen für die starke nächtliche Abkühlung dürfte darin zu suchen sein, dass das Grundgestein tiefer unter dem schwarzen Kalkhumusboden liegt, so dass die Wirkung seiner Wärmeausstrahlung nicht in Erscheinung tritt, wie dies z. B. beim skelettreicheren *Seslerietum* der Fall ist. Im *Caricetum humilis* ist auch die Taubildung am stärksten und dauert am längsten. Dagegen ist seine Verdunstung (Lufttrockenheit) geringer als bei seiner windigeren, skelettreichen Subassoziation, dem *Caricetum humilis stipetosum*.

Wenn man den Tagesgang des Mikroklimas mit den durch den Jahresgang des Makroklimas charakterisierbaren Klimatypen vergleicht, wird man sehr viele ähnliche Züge finden. Um dies besser zu veranschaulichen, sei im nachstehenden versucht, den Gang des Mikroklimas einer Phytozönose mit den grossen Klimatypen in Parallele zu setzen. Wenn also hier bei der Kennzeichnung der *Carex humilis*-Assoziation der Ausdruck «Mikroklima von kontinentalerem Charakter» gebraucht wird, so ist darunter zu verstehen, dass der Tagesgang des Mikroklimas einen ähnlich extremen Gang aufweist wie der kontinentale Makroklimatyp. Diese Kennzeichnung wird auch durch die hier in Abb. 13 (6. Rubrik) gezeigten Arealspektrumuntersuchungen unterstützt.

Von den Wäldern des Hochplateaus des Nagyoldal ist der wärmste und verhältnismässig am meisten Wasser verdunstende, also der trockenste der des *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum*-Waldsteinia-Typs. Die Werte des Eichen-Hainbuchenwaldes und des Linden-Eschenwaldes stehen sehr nahe zueinander, was wahrscheinlich auf die fragmentarische Ausbildung des *Tilio-Fraxinetum* und auf die ausgleichende Wirkung der mit geschlossenem Walde bestandenen Dolinen zurückgeführt werden kann. Trotz diesem Umstande trat aber die niedrigere Temperatur der Bodenoberfläche im Linden-Eschenwald deutlich in Erscheinung. Obwohl sein Rendzinaboden nur bis zu einer Tiefe von 5 cm gemessen wurde, zeigte er dennoch kaum eine grössere Schwankung als die 20 cm tief gemessenen Böden der Eichen-Hainbuchenwälder. Die Lichtstärke war in den waldigen Pflanzengesellschaften um etwa 30 bis 50% niedriger als in den waldlosen.

## Schlussfolgerungen

Die Untersuchung der Phytozönosen und ihrer Standorte ist eng mit den Fragen der Praxis verknüpft. Die Forstwirtschaft, die Wiesen- und Weidenwirtschaft usw. beruhen auf der Ausnutzung der von den Phytozönosen produzierten organischen Stoffe. In Kenntnis der geographischen Lage, der Grundgesteinsverhältnisse, des Bodens sowie des Makro- und Mikroklimas eines Gebietes lassen sich die Entstehung und der heutige Zustand der das Gebiet bedeckenden Phytozönose oder Phytozönosentyps erklären. Da sich nun die Phytozönosen bzw. ihre Typen regelmässig wiederholen, so ist es möglich, in völliger Kenntnis des Zustandes und der Produktion einer Gesellschaft oder eines Typs auch für die anderswo vorkommenden Bestände dieser Gesellschaft allgemeine praktische Folgerungen abzuleiten.

Auf Grund der im obigen geschilderten Phytozönosen- und Standortverhältnisse der im Tornaer Karst gewählten Probestfläche wird man für die Praxis folgende Vorschläge machen dürfen.

Der Femelschlagbetrieb im *Querceto-Lithospermetum subnudum*-Typ führt zu keiner Degradation des Waldes. Auch die vorhandene Holzartenverteilung braucht nicht abgeändert zu werden, höchstens ist in die zweite Baumschicht in gesteigertem Mass die Hainbuche einzubringen (0,4).

Als Ausgangspunkt für die Aufforstung der öden Karstflächen haben unter allen Umständen die Buschwaldflecken des *Querceto-Cotinetum* zu dienen. (Die Ursachen für die Entstehung und Vergrösserung der öden Karstgebiete sind im ersten Teil der vorliegenden Arbeit behandelt.) Der wichtigste Schritt ist die Aufforstung der Steppenwiesenteile des *Querceto-Cotinetum*, d. h. der Zusammenschluss der Buschwaldteile. Dies ist ein sehr langsamer Prozess, der von KLIKA (1945) in seiner Arbeit über den Tornaer Karst wie folgt gekennzeichnet wird: «... wenn die Weidenutzung vor der vollständigen Vernichtung der regressiven Stadien der erwähnten Gruppen durch Tritt und Verbiss aufhört, kehren die obenerwähnten Gruppen durch die Reihe der progressiven Stadien in die Waldsteppe und in die xerothermen Laubwälder zurück». In den meisten Fällen haben sich während des Degradationsprozesses auch die Standortsfaktoren ganz wesentlich geändert (Bodenabtragung, Veränderung des Mikroklimas usw.), wodurch der Vorgang der Rückkehr sehr verlangsamt, oft Jahrhunderte hindurch verzögert wird. Die Aufforstungsversuche müssen unter Berücksichtigung der natürlichen Sukzession ausgeführt werden, wobei der Prozess durch Beschleunigung des Verlaufes der Sukzession abzukürzen ist. Wie sich HORVATÍČ (1928) ausdrückt: «L'étude des successions et la détermination des suites successives exactes doivent représenter la base unique et juste du reboisement du Karst naturel étant d'une importance égale à celle du reboisement artificiel». Der erste Schritt ist die von den Rändern der Buschwaldflecken ausgehende, im Interesse der Verdickung der

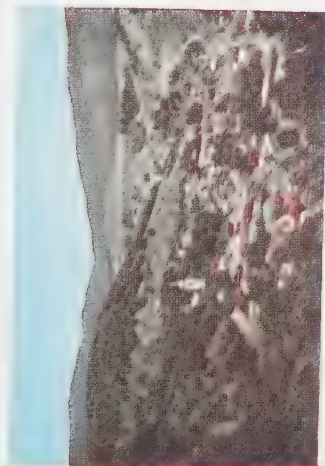


Abb. 12. a. Ansicht von Jósvalfö (im Hintergrund der Nagydal), im Vordergrund die infolge des Weideganges verkarsteten Kalksteinhänge. (Photo P. STEFANOVITS)  
 b. Ansicht des nördlich von Jósvalfö gelegenen Nagydal (Probefläche). (Photo P. STEFANOVITS)  
 c. Karren am Nagydal. (Photo P. STEFANOVITS)  
 d. Infolge von Degradation durch Weidegang entblösste Kalksteinoberfläche. (Photo P. STEFANOVITS)





Bodendecke durchzuführende Anpflanzung von Büschen vor Holzanbau. In erster Linie kommen *Cotinus coggygia*, *Fraxinus ornus*, *F. excelsior*, *Cornus mas*, *Prunus mahaleb*, *Quercus pubescens*, *Viburnum lantana* und *Ligustrum vulgare* in Betracht. Zeigte sich diese Anpflanzung von Sträuchern erfolgreich, so ist nach 20 bis 30 Jahren (inzwischen sind die eventuell zugrunde gegangenen Sträucher zu ersetzen!) der vollständige Schluss der Mosaikteile durch Setzung von Sämlingen unter die Sträucher zu versuchen. Im Gegensatz zu der weniger betonten Meinung einiger ungarischer Aufforstungsfachleute (HÉDER, 1954) sei also hier hervorgehoben, dass vor jeder eigentlichen Karstaufforstung *stets eine längere Zeit dauernde* Bepflanzung mit Sträuchern zu erfolgen hat. Nach einer vorherigen erfolgreichen Anpflanzung von Sträuchern sind die Sämlinge — in erster Linie Flaumeiche, Zerreiche und Manna-Esche — nicht in bestimmten geometrischen Abständen, sondern bei Ausnutzung und Berücksichtigung des Grundgesteins und der jeweiligen Standortverhältnisse (Spalten und Vertiefungen, ausserdem die im Laufe der Bepflanzung mit Sträuchern angehäuften dickeren Bodenflecke) auszusetzen. Es ist wichtig, dass die Setzung in einer regnerischen Periode stattfindet, da die Bodenaustrocknung der grösste Feind der Sämlinge ist. Man könnte vielleicht an den Karsthängen auch das in Deutschland erprobte Torftopfverfahren (HOUTERMANS, 1953) ausprobieren, dessen Wesen darin besteht, dass die in Torftöpfen aufgezogenen Sämlinge ohne Umsetzung im Freien ausgesetzt werden. Der Torf besitzt nämlich die Eigenschaft, bei Regen das Wasser selbst bis zum Zehnfachen seines Gewichtes aufzusaugen und es auch in der Trockenperiode lange Zeit hindurch zu speichern. Nach seinem Zerfall verbessert der Torf den Boden. Dieses Verfahren scheint weniger kostspielig zu sein als die Verunkrautung verursachende und den Standort weiter degradierende, häufig völlig erfolglose Setzmethode in Gräben oder Tellern usw. Die Aufforstung der waldlosen Flecke (*Querceto-Cotinetum*) des Übergangsstreifens zwischen dem Hangfusswald und der Steppenwiese würde nicht nur eine Vergrösserung des *Querceto-Lithospermetum*, sondern gleichzeitig auch ein Vordringen des *Querceto-Cotinetum* auf die öden Karsthänge hinauf zur Folge haben. Die neu ausgestalteten, durch Zusammenschluss gebildeten Wälder sind noch lange als Schutzwälder zu betrachten und auch später nur langsam, vom Hange ausgehend vorsichtig in die Produktion einzubeziehen.

Mit dem hier geschilderten Verfahren lassen sich die unfruchtbaren öden Karstflecke des Tornaer Karstes verkleinern, doch wird es niemals möglich sein, sie gänzlich zum Verschwinden zu bringen, da ein Teil der Karstflächen ein primärer, ursprünglicher Zustand ist, dessen Standortverhältnisse niemals für den Wald geeignet oder wirtschaftlich nutzbar sein können. Ein grosser Teil des *Seslerietum*, des *Caricetum humilis* und des *Caricetum humilis stipetosum* besteht aus nicht beforstbarer öder Karstfläche. In der auf tiefgründigerem Boden gedeihenden *Caricetum humilis*-Assoziation könnte man vielleicht

eine Bestockung mit Schwarzkieferngruppen (*Pinus nigra*) versuchen, doch würde die wirtschaftliche Bedeutung wegen der ohnehin geringen Ausdehnung des Bestandes nur verschwindend klein sein.

Unter den Wäldern des Hochplateaus und seines gegen den Hang zu abfallenden Teiles sind die ein warmes, trockenes Mikroklima aufweisenden Bestände des *Querceto-Lithospermetum* — *Brachypodium pinnatum*—*Waldsteinia*-Typs als Schutzwald zu betrachten, wo höchstens die Gewinnung von Dürrlingen oder vorsichtiger Femelschlagbetrieb zulässig ist. Der Abhieb dieses Waldtyps würde zu einer raschen Abtragung des Bodens und über Strauchstadien zur völligen Verkarstung führen. Die Bestände des *Tilio-Fraxinetum* dürfen ebenfalls nur in ähnlich vorsichtiger Weise genutzt werden. In den ausgedehnten Hainbuchenwäldern des Hochplateaus (die heutige Holzartenzusammensetzung lautet: Hainbuche 8, Traubeneiche 2, Buche in Einzelmischung) ist die stufenweise Umwandlung eines Bestandes von folgender Artenzusammensetzung durch Plenterung zu empfehlen: Buche 2, Traubeneiche 5, Hainbuche 3. Die heutigen, nahezu homogenen Hainbuchenwälder stellen nämlich warscheinlich einen sekundären Zustand nach dem Abhieb dar. (Manchenorts scheinen alte Buchen und Eichen als Zeugen für die ursprüngliche und hier empfohlene Artenzusammensetzung zu stehen.) Am Boden der Dolinen kann auch eine regelmässige und gesteigerte Beimischung von Zitterpappelgruppen empfohlen werden.

\*

Schliesslich sollen die pflanzengesellschaftlichen, standortkundlichen und wirtschaftlichen Verhältnisse der Probefläche zusammenfassend an Hand eines neuartigen Schaubildes vorgeführt werden (Abb. 13). Obgleich das Schaubild in konkreter Weise die durch Messungen und Untersuchungen festgestellten Verhältnisse der Probefläche am Nagyoldal bei Jósvalő im Tornaer Karst angibt, lassen sich aber die daraus ziehbaren Folgerungen auch auf die ähnlichen benachbarten öden Karstgebiete verallgemeinern, sowie auch auf die sich langsam verkarstenden Südhänge des Bükkgebirges.

Die waagerechten Reihen der Abbildung geben die vom Hangfuss bis zum Plateau vorkommenden Pflanzengesellschaften in der Reihenfolge ihrer Lage an (wenn man die übereinander befindlichen Profiteilchen zusammensetzte, so würde man das zusammenhängende Vegetationsprofil des Nagyoldal erhalten). Wenn man also eine waagerechte Reihe als Phytozönose näher betrachtet, muss man gleichzeitig auch die Verhältnisse der darüber oder darunter befindlichen benachbarten Phytozönose in Betracht ziehen, mit denen die betreffende Phytozönose auch hinsichtlich ihrer Eigenschaften in unmittelbarer Berührung steht.

In der ersten Rubrik der waagerechten Reihen sind die Benennung, die Exposition, die Höhe über dem Meeresspiegel und der Neigungswinkel der



betreffenden Phytozönose angegeben, sowie ausserdem eine schematische Profilskizze ihres heutigen Zustandes.

In der zweiten Rubrik ist ein komplexes Diagramm zu sehen, das die Struktur- und Holzertragsverhältnisse widerspiegelt und das die Holzmassenproduktion des Waldes und ihren Zusammenhang mit der ganzen oberirdischen Phytozönose darstellt (JAKUCS, 1953). Die Werte dieser Diagramme wurden auf Grund der auf 1 ha bezogenen Werte der 625 m<sup>2</sup> grossen Probestflächen der einzelnen Phytozönosen berechnet. Auf der Abszisse wurden die prozentualen Werte des Deckungsgrades aufgetragen, was bei der Baumschicht dem Schluss entspricht. Die Ordinate zeigt die Höhe in Metern an, u. zw. gesondert für die Spitze der Kronenhöhe, für den Durchschnitt des Kronensatzes (Astfreiheit), für die Höhe der Strauchschicht und für die der Krautschicht. Die schräg von der Hauptachse aus nach unten verlaufende dritte Achse stellt in 100facher Verkleinerung (im Vergleich zu dem bisherigen Massstab) die erhaltenen Holzmassenwerte dar (1 Einheit = 100 m<sup>3</sup>). Die sich an deren Ende anschliessende waagerechte Achse gibt den durchschnittlichen Stammdurchmesser an. Das aus diesen Angaben gebildete Prisma drückt getreu den Charakter und den Ertrag der verschiedenen Phytozönosen bzw. Waldtypen aus. Die senkrechte Strichelung auf der dem Beschauer zu gerichteten Fläche des Prismas zeigt den Prozentsatz des Bestockungsgrades an (die vollständige Strichelung der Fläche entspricht einem Bestockungsgrad von 100% = 1,0). Über den Diagrammen sind Stückzahl, Alter und Bonität angeführt. Das Alter wurde den Waldbeschreibungen entnommen, die Bonität beim *Querceto-Carpinetum* für die Hainbuche berechnet (nach GREINER), bei den übrigen für die Eiche (nach FEKETE, 1945). Der Holzertrag wurde je nach der Holzart auf Eiche oder Buche umgerechnet, u. zw. nach den Tabellen von GRUNDNER—SCHWAPPACH. Der Bestockungsgrad wurde aus dem Deckungsgrad berechnet, die übrigen Werte (Höhe, Deckungsgrad, Stückzahl, Durchmesser usw.) beruhen auf konkreten Messungen bzw. auf deren Durchschnittswerten.

In der dritten Rubrik des Schaubildes sollen die charakteristischen Bodentypen der auf Kalkstein anzutreffenden Phytozönose und ihre Profile vorgeführt werden. Die verschiedenen Tiefen des Bodenprofils werden durch die seitliche Einteilung veranschaulicht.

Die zusammenfassende Charakterisierung des anderen wichtigen Standortsfaktors, des Mikroklimas, wird in der sechsten Rubrik gegeben. Da bei den Mikroklimafaktoren — ähnlich wie beim Makroklima — der Charakter ihres Ganges viel wichtiger und kennzeichnender als ihre Durchschnittswerte ist, werden die vierte und fünfte Rubrik dazu benutzt, dies an Hand eines willkürlich herausgegriffenen, konkreten Beispiels zu veranschaulichen: die vierte Rubrik stellt einen Luftmassenerwärmungs- und Luftmassenabkühlungsprozess während 30 Stunden an einem charakteristischen Sommertag im Tornaer Karst (von 8<sup>h</sup> am 7. VII. 1953 bis 14<sup>h</sup> am 8. VII. 1953) in 20 cm Höhe über der Boden-

oberfläche dar.<sup>11</sup> Die Verbindung der in den einzelnen Phytozönosen erhaltenen Werte miteinander vermittelt ein gutes Bild des Erwärmungs- und Abkühlungsdynamismus der Luftmassen und der sich zwischen den einzelnen Phytozönosen ausbildenden scharfen Mikroklimagrenzen. In der fünften Rubrik werden die Werte der Wasserverdunstung während derselben Zeitspanne vorgeführt. (1 cm Breite entspricht 1 cm<sup>3</sup> verdunstetem Wasser.) Bei der Mosaikassoziation des *Querceto-Cotinetum* bedeuten die nach aussen gerichteten Keile die Verdunstungswerte der Steppenwiesenteile und die nach innen gerichteten die der Buschwaldteile. Die zwischen diesen Werten gezogene Gerade zeigt den Durchschnitt an.

Aus den Standorts- und hauptsächlich aus den Mikroklimaverhältnissen folgt auch der Charakter des Unterwuchses. Dies wird durch die in der siebenten Rubrik befindlichen Arealspektren bestätigt (Eua = eurasisch, Eu = europäisch, Em = mitteleuropäisch, M = mediterran, Kt = kontinental, End = Endemismus, P = pontisch, Pm = pontisch-mediterran, B = balkanisch, Bp = balkanisch-pannonisch, K = kosmopolitisch, Cp = zirkumpolar, Alp = alpin, KárpB = karpatisch-balkanisch).

In der letzten Rubrik ist der Vorschlag angeführt, der auf Grund der in den vorherigen Rubriken angegebenen Standorts- und Phytozönosenverhältnisse zur Ausbildung, zur Behandlung oder zum Schutz einzelner Assoziationen gemacht wurde, d. h. der günstigste Zustand, der für die Forstwirtschaft erreicht werden kann. Die in derselben Rubrik befindlichen Profilzeichnungen zeigen jenen idealen Zustand, der sich bei richtiger, die wissenschaftlichen Forschungsergebnisse berücksichtigender Behandlung und bei solchen Massnahmen im besten Fall auf den öden Karstgebieten schaffen lässt.

#### LITERATUR

- BACSÓ, N.: 1952. A hőmérséklet szélső értékei Magyarországon (1901–1950). (Die Extremwerte der Lufttemperatur in Ungarn 1901–1950. Ungar. u. deutsch.) Budapest.
- BOROS, Á.: 1935. A Szilicei és Barkai jégbarlangok növényzete. (Die Vegetation der Eishöhlen von Szilice und Barka. Ungar. m. deutsch. Zusammenfass.) Botanikai Közl. 32, S. 104–114.
- BOROS, Á.: 1938. Florisztikai Közlemények II. (Floristische Mitteilungen II.) Botanikai Közl. 35, S. 310–320.
- BOROS, Á.: 1949. Florisztikai Közlemények III. (Floristische Mitteilungen III.) Borbásia, 9, S. 28–34.
- BULLA, B.: 1954. Általános természeti földrajz. (Allgemeine natürliche Geographie. Nur ungar.) Budapest.
- DEGEN, A.: 1936. Flora Velebitica. Budapest.
- DEYL, M.: 1946. Study of the Genus *Sesleria*. Praha.
- DOSTÁL, J.: 1933. Geobotanický přehled vegetace Slovenského Krasu. Věst. Král. Čes. Spol. Nauk. S. 1–46.

<sup>11</sup> Alle hier angeführten Angaben des *Querceto-Cotinetum* sind Durchschnittswerte der gesondert für den Steppenwiesenteil und gesondert für den Buschwaldteil ermittelten Werte.



# PHYTOZÖNOZEN-, STANDORTS- UND WIRTSCHAFTSVERHÄLTNISSE AUF EINEM CHARAKTERISTISCHEN KALKSTEINKARST

ITORNAER KARST, JÓSVAFÖ, NAGYÖLDAL

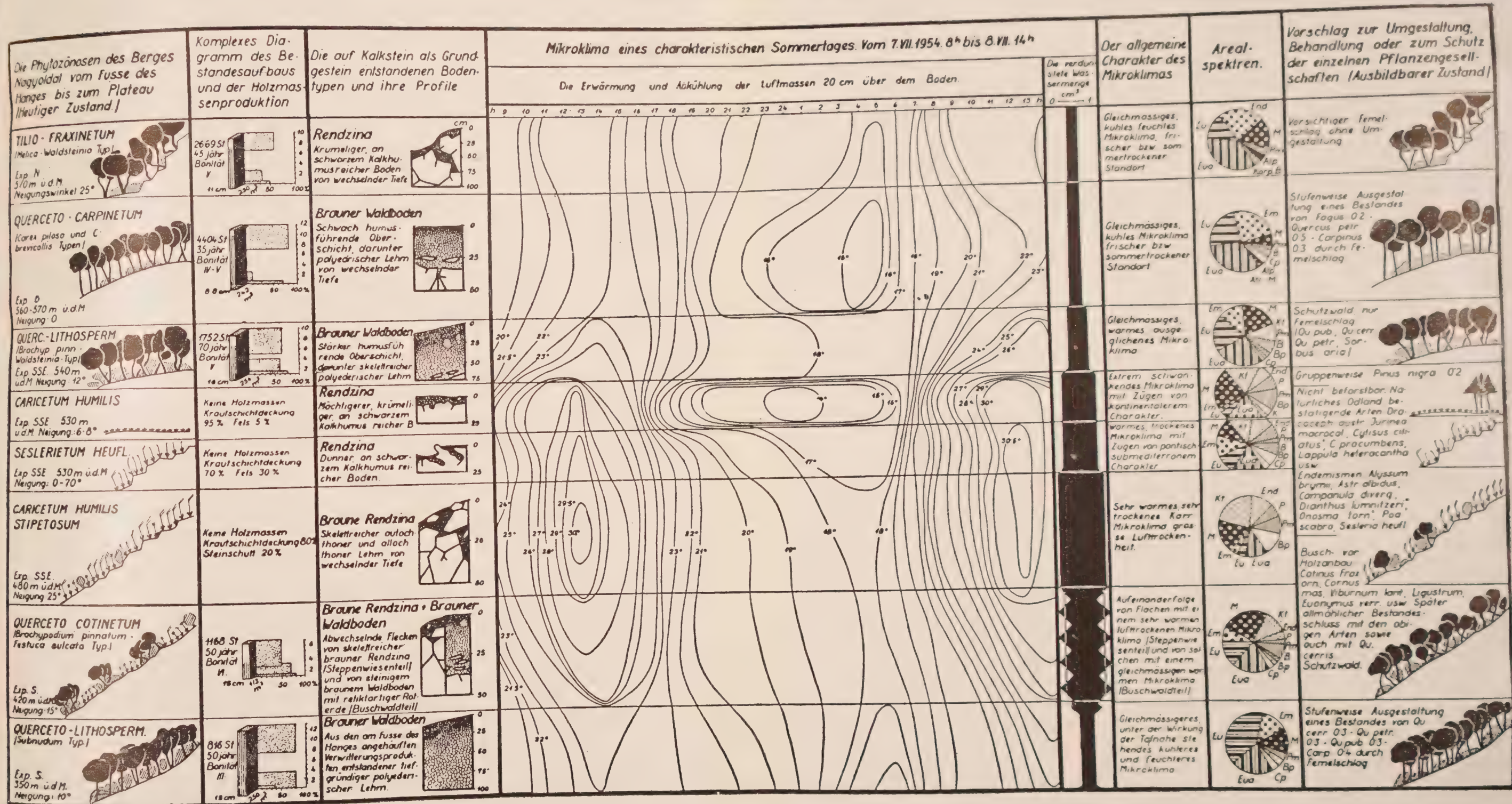


Abb. 13





- DUGELAY, A.: 1952. La déforestation du Karst en Yougoslavie. *Revue Forestière Française*, Nancy. S. 827—832.
- ECKERT, M.: 1896. Das Karrenproblem. *Zeitschrift für Naturwiss.* **68**, S. 321—432.
- ECKERT, M.: 1898. Die Karren oder Schratzen. *Petermanns Mitteil.* **44**, S. 69—71.
- ECKERT, M.: 1902. Das Gottesackerplateau, ein Karrenfeld im Allgäu. *Wiss. Ergänz.-Hefte z. Zeitschr. d. Deutsch. und Öst. Alp. Ver.* Bd. **1**.
- EGGLER, J.: 1941. Flaumeichenbestände bei Graz. *B. B. C.* **61**, S. 261—316.
- EGGLER, J.: 1951. Walduntersuchungen in Mittelsteiermark. *Mitt. des Naturwiss. Ver. für Steiermark.* **79/80** S. 8—101.
- EHWALD, E.: 1953. Der forstliche Wuchsbezirk als Mosaik von Standortseinheiten. *Festsitz u. Wiss. Tag. am 17. u. 18. Okt. 1953. Deutsche Akad. d. Landw. z. Berlin.* S. 124—146.
- ELLENBERG, H. u. ZELLER, O.: 1951. Die Pflanzenstandortkarte. Am Beispiel des Kreises Leonberg. *Forsch.- u. Sitzungsber. d. Akad. für Raumforsch. und Landesplanung* **2**, S. 11—49.
- FEHÉR, D.: 1954. *Talajbiológia. (Bodenbiologie. Nur ungar.) Budapest.*
- FEKETE, Z.: 1945. *Fatermési és faállományyszerkezeti vizgálatok a hazai tölgyesekben. (Untersuchungen über Ertrag und Struktur der ungarischen Eichenwälder. Ungar. m. deutsch. Zusammenfass.) Sopron.*
- FÉNYES, E.: 1847. *Magyarország leírása. (Die Beschreibung von Ungarn. Nur ungar.) Budapest.*
- FÉNYES, E.: 1851. *Magyarország geográfiai szótára. (Geographisches Wörterbuch von Ungarn. Nur ungar.) Budapest.*
- FREY—WYSSLING, A.: 1949. *Stoffwechsel der Pflanzen. Zürich.*
- FUTÁK, J.: 1947. *Xerothermná vegetáció skupiny Knazného Stola. Trnava.*
- HAJÓSY, F.: 1952. *Magyarország csapadékvizszonyai (1901—1940). (Die Niederschlagverhältnisse von Ungarn. Ungar. u. deutsch.) Budapest.*
- HÉDER, I.: 1954. *Dolomit- és mészkőkopárokra telepített erdők hatásvizsgálata és a kiöregedő állományok felújítása. (Untersuchungen über die Wirkung der auf Dolomit- und Kalkstein-Ödlandflächen gepflanzten Wälder und die Verjüngung von altermen Beständen. Nur ungar.) Erdészeti Kutatások. 2. S. 87—101.*
- HORVAT, I.: 1942. *Die Pflanzenwelt Kroatiens. Zagreb.*
- HORVATÍČ, S.: 1928. *La flore et la végétation du Karst. Zagreb.*
- HOUTERMANS, J.: 1953. *Torftöpfe. Allg. Forstzeitschrift 8. S. 160—161.*
- ISSLER, E.: 1942. *Vegetationskunde der Vogesen. Pflanzensoziologie 5. Jena.*
- JAKUCS, P.: 1951. *Új adatok a Tornai Karszt flórájához, tekintettel a xerotherm elemekre. (Quelques données nouvelles à la flore du Carst de Torna en égard aux éléments xerothermiques. Ungar. m. franz. u. russ. Zusammenfass.) Ann. Biol. Univ. Hung. 1, S. 245—260.*
- JAKUCS, P.: 1952. *Újabb adatok a Tornense flórájához. (Neue Angaben zur Flora des Tornaer Karstes. Ungar. m. deutsch. u. russ. Zusammenfass.) Ann. Biol. Univ. Hung. 2, S. 235—243.*
- JAKUCS, P.: 1953. *Pflanzensystematische Angaben aus dem Tornaer Karst. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 3, S. 79—91.*
- JAKUCS, P.: 1954. *Mikroklímamérések a Tornai Karszton, tekintettel a fatömegprodukción és a karsztfásításra. (Relevées microclimatologiques en rapport avec la production de bois et le reboisement des surfaces dénudées [carstiques]. Ungar. m. franz. u. russ. Zusammenfass.) Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 5, S. 149—173.*
- JURKO, A.: 1951. *Vegetácia stredného Pohornádia. Bratislava.*
- KLIKA, J.: 1933. *Studien über die xerotherme Vegetation Mitteleuropas. II. Xerotherme Gesellschaften in Böhmen. B. B. C. 50, S. 707—773.*
- KLIKA, J.: 1937. *Xerotherme und Waldgesellschaften der Westkarpathen (Biezover Berge). B. B. C. 57, S. 295—342.*
- KLIKA, J.: 1945. *O vlivu pastvy na rostlinná společenstva Krasového uzemi. Příroda 37, S. 297—301.*
- KNAPP, R.: 1942. *Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. Arb. Zentralst. f. Veget.-Kart. d. Reiches, Beil. z. 12. Rundbrief.*
- LÁNG, S.: 1953. *Természeti földrajzi tanulmányok az északmagyarországi középhegységben. (Physisch-geographische Forschungen im nordungarischen Mittelgebirge. Ungar. m. deutsch. u. russ. Zusammenfass.) Földrajzi Közlemények 1, (77), S. 21—64.*
- LEEL-ÖSSY, S.: 1952. *Karrosodás és karros formák. (Die Bildung von Karren und Karrenformen. Nur ungar.) Hidrológiai Közöny 32, S. 298—303.*

- LINDNER, G.: 1930. Das Karrenphänomen. Petermanns Mitteil. Ergänzungsheft. **208**, S. 1—83.
- LUNDEGÅRDH, H.: 1954. Klima und Boden (IV. Aufl.) Jena.
- Максимов, Н. А. 1948: Краткий курс физиологии растений. Москва.
- MEUSEL, H.: 1939. Die Vegetationsverhältnisse der Gipsberge im Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. Hercyna **2**.
- RAISZ, K.: 1795. Aggtelek helységének földkönyve. (Das Grundbuch der Ortschaft Aggtelek. Nur ungar.) Im Manuskript.
- RIPPEL-BALDES, A.: 1952. Grundriss der Mikrobiologie. Berlin.
- SACHS, J.: 1865. Handbuch der Experimental-Physiologie. Leipzig.
- SAWICKI, L.: 1909. Beiträge zum geographischen Zyklus im Karste. Geograph. Zeitschr. **15**, S. 185—281.
- SCHMID, E.: 1936. Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beitr. geobot. Landesaufnahme Schweiz, **21**.
- SIMKOVICS (SIMONKAI), L.: 1882. Kirándulásaim a Bihar- és az Iskolahegységeken. (Meine Exkursionen im Bihar- und im Iskolagebirge. Nur. ungar.) Természettud. Füzetek **5**, S. 43—56.
- Soó, R.: 1931. Adatok a Balatonvidék vegetációjának ismeretéhez III. (Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des Balatongebietes III. Ungar. m. deutsch. Zusammenfass.) Magy. Biol. Kut. Int. I. Oszt. Munk. **4**, S. 293—319.
- Soó, R.: 1933. Analyse der Flora des historischen Ungarns. Magy. Biol. Kut. Int. I. Oszt. Munk. **6**, S. 173—194.
- Soó, R.: 1940. Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. Nova Acta Leop. **9**, S. 3—49.
- Soó, R.: 1949. Les associations végétales de la moyenne Transsylvanie II. Les associations des marais des prairies et des steppes. Acta Geobot. Hung. **6**, 2, S. 3—107.
- Soó, R. u. JÁVORKA, S.: 1951. A Magyar Növényvilág Kézikönyve. (Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt. Nur ungar.) Budapest.
- TATÁR, M.: 1938. A pannóniai flóra endemikus fajai. (Endemische Arten der pannonischen Florenprovinz. Ungar. m. deutsch. Zusammenfass.) Acta Geobot. Hung. **2**, S. 63—127.
- WENDELBERGER, G.: 1954. Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. Angew. Pflanzensoziologie, Festschr. Aichinger **1**, S. 573—634.
- ZÓLYOMI, B.: 1936. Übersicht der Felsenvegetation in der pannonischen Florenprovinz und dem nordwestlich angrenzenden Gebiete. Ann. Mus. Nat. Hung., **30**, S. 136—174.
- ZÓLYOMI, B.: 1942. A középdunai flóráválasztó és a dolomitjelenség. (Die Mitteldonau-Florenscheide und das Dolomitphänomen. Ungar. u. deutsch.) Botanikai Közl. **39**, S. 209—231.
- ZÓLYOMI, B.: 1950. Фитоценозы и лесомелиорации обнажений гор Буды. (Les phytocénoses des montagnes de Buda et le reboisement des endroits dénudés. Russ. m. franz. Zusammenfass.) Acta Biologica Hung. **1**, S. 7—67.
- ZÓLYOMI, B.: 1952, 1953. Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial. Acta Biologica Hung. **4**, S. 367—430 (in ungar. Sprache: 1952).
- ZÓLYOMI, B.—JAKUCS, P.—BARÁTH, Z.—HORÁNSZKY, A.: 1954—1955. A bükkhegységi növényföldrajzi térképezés erdőgazdasági vonatkozású eredményei. (Forstwirtschaftliche Ergebnisse der pflanzengeographischen Kartierung des Bükkgebirges. Nur ungar.) Az Erdő **3**, S. 78—82; 97—105; 160—171. (In deutsch. Sprache: Acta Botanica Hung. **1**, 3—4, 1955.)

## ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБЛЕСЕНИЕ КАРСТА В СЕВЕРНОЙ ВЕНГРИИ

П. ЯКУЧ

### Резюме

В своей статье автор, исходя из относящихся к растительному покрову, среде и лесоводству новых результатов местных исследований больших районов Венгрии (Торнаи Карст и горы Бюкк) и подробного анализа небольшой образцовой площади (Йошвафё, Надьольдал), используя также сравнительный материал литературы, приступает к решению проблемы «голых мест карстов» как с теоретической, так и с практической точки зрения. Он устанавливает в введении, что причина нынешнего большого распространения голых мест карстов кроется во вторичных причинах (неправильное лесоводство, пастба,



деградация почвы, лесной пожар, и т. д.). Вторичные голые места карстов, образовавшиеся чаще всего из небольшого первичного безлесного ядра на большинстве мест распространялись за счет сообществ карстовых кустовых лесов, произрастающих между лесом и безлесными площадями.

Костяком данной статьи служит изучение отобранной на Торнаи Карсте в Северной Венгрии образцовой площади с точки зрения фитоценологии, места произрастания и экономики. На этой площади автором было проведено сравнительное исследование 7 растительных сообществ и типов сообществ. (*Querceto-Cotinetum*; Тип *Brachypodium pinnatum-Festuca sulcata*; *Caricetum humilis stipetosum pulcherrimae*; *Seslerietum heuf-lerianae*; *Querceto-Lithospermetum* тип *Brachypodium pinnatum* — *Waldsteinia*; *Querceto-Carpinetum*; *Tilio-Fraxinetum*.) С точки зрения облесения карстов самым важным является сообщество карстовых кустовых лесов *Qu.—Cotinetum*. Автор подробно распространяется о положении и толковании этого типа в Венгрии и в Средней Европе, и устанавливает, что в Венгрии можно различать два типа ксеротермных карстовых кустовых лесов, а именно: 1. тип, больше всего распространенный на доломитах Трансданубия, напоминающий средиземноморский шибилак, характеризующийся присутствием *Cotinus* и *Fraxinetum*, и 2. образовавшиеся преимущественно на известняках Северо-венгерского среднегорья каёмочные сообщества с мозаичным характером, которые появляются больше всего на переходных областях между *Qu. — Lithospermetum* и степными лугами.

При обсуждении результатов исследования места обитания автор обращает внимание на то, что в горных местностях одним из самых важных факторов места обитания является основная порода, и что следовало бы более глубоко изучить не только ее качество (например, доломит, известняк, глинистый сланец, и т. д.), но и возраст, условия расположения (простираание, падение и т. д.), структуру, свойства и т. д. Автор подробно излагает происходящие на поверхности основной породы известняка географические карстовые явления, образование карров, связь между ходом образования карров и растительностью. Он устанавливает, что внутрипочвенная жизнь безусловно способствует образованию карров. В частности то обстоятельство, что большая часть почвенных микроорганизмов, группирующихся вокруг корней, и сами корни производят в интересах питания кислоты, растворяющие породу, и таким образом содействуют образованию карров. Влага и вода атмосферных осадков также просачиваются прежде всего вдоль корней, которые благодаря своему действию натяжения легко проникают в мелкие трещины известняка. Согласно автору, образование карров происходило и происходит интенсивнее всего под кустовыми, карликовыми лесами с выносливыми стволами, которые произрастают на крайних пределах вегетативных возможностей.

Автор излагает результаты исследования почвы и микроклимата отдельных сообществ. Он хочет подтвердить этими результатами мнение, согласно которому карстовые склоны когда-то были облесены.

Во главе «Выводы» автор в полном знании условий фитоценозов и мест произрастания дает для каждого сообщества или типа практические указания по лесоводству и предначертывает те пути, по которым, принимая во внимание естественную смену фитоценозов, можно надеяться на самые лучшие результаты при облесении голых мест карстов.

В приложении статьи автор показывает на комплексном графике условия фитоценоза, места произрастания и экономические условия образцовой площади, а также достигаемые результаты. Внесением небольших изменений данные графика можно обобщить для подобных мест соседних областей.



# DIE ZÖNOLOGISCHEN UND ÖKOLOGISCHEN VERHÄLTNISSE VON CLADIETUM MARISCI IN DER GEGEND DES BALATON-SEES

Von  
MARGIT KOVÁCS

*Agronomische Fakultät der Universität für Agrarwissenschaften, Botanisches Institut, Budapest*

(Eingegangen am 1. IV. 1955)

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Vegetation des sich zwischen den Ortschaften Balatonboglár und Fonyód am Balaton (Plattensee) hinziehenden Sumpfgebietes (das dort «Berek» genannt wird), u. zw. vornehmlich mit der Assoziation von *Cladium mariscus*. Das untersuchte Gebiet weist eine Grösse von etwa 1200 Ha auf und ist ein Ausläufer des «Nagyberek» (Grosser Berek) genannten Sumpfgebietes: es ist an der Stelle einer der Buchten des Plattensees gelegen (s. Karte). In der durch die Kies- und Sandnehrungen, die durch die Wellenbewegung des Plattensees entstanden waren, abgeschlossenen Bucht waren Versumpfung und Torfanhäufung eingetreten, und auf diese Weise kam es zur Ausbildung der sog. «Berek» (8). Die durchschnittliche Mächtigkeit der Torfschicht beträgt heute rund 1,5 m.

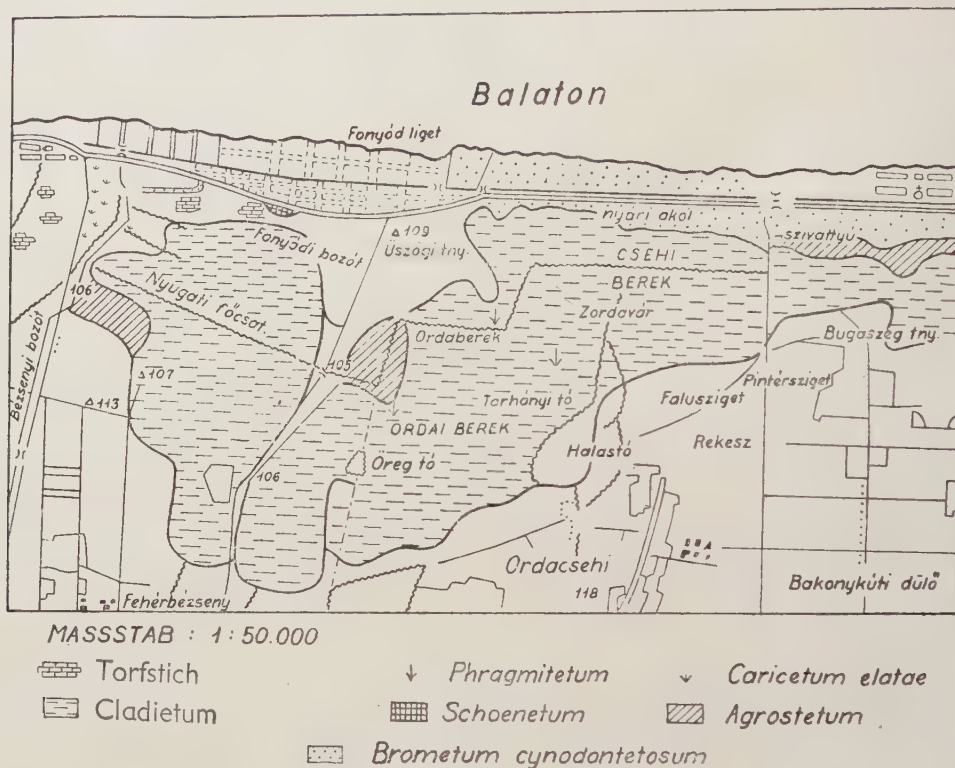
Laut LÁSZLÓ (6) gab es noch im Jahre 1915 auf einem Teil des Nagyberek einen freien Wasserspiegel. BORBÁS (2) erwähnt aus dem Jahre 1900 noch zahlreiche Wasserpflanzen (*Nuphar luteum*, *sericeum*, *Ranunculus paucistamineus*) aus dem Röhricht dieser «Berek», während sich die Überreste der früheren Tangvegetation heute in den Entwässerungskanälen finden, meistens fragmentarische Bestände von *Nuphareto-Castalietum*, *Potametum lucentis*, *Lemneto-Utricularietum*.

Ein grosser Teil der «Berek» ist entwässert worden, der sog. Westliche Hauptkanal (ungar. «Nyugati Főcsatorna») zieht sich im zutiefst gelegenen Teil des Gebietes hin. An einigen Stellen ist eine intensive Torfgewinnung im Gang, so im «Bézsényi bozót» genannten, mit Gestrüpp bestandenen Teil, wo von der ursprünglichen Vegetation heute kaum mehr eine Spur vorhanden ist. Infolge der im Sommer 1954 energisch in Angriff genommenen Entwässerungs- und Torfgewinnungsarbeiten wird die ursprüngliche Vegetation dieses Sumpfgebietes bald völlig verschwinden.

An dieser Stelle sei allen jenen der beste Dank ausgesprochen, die bei dieser Arbeit behilflich waren. Besonderer Dank gebührt Professor I. MÁTHÉ, der die Arbeiten im Gelände und die Messung des Mikroklimas an Ort und Stelle leitete, das Manuskript durchsah und wertvolle Ratschläge erteilte. Dank gebührt auch Akademiker R. Soó für die Überlassung



der einschlägigen Literatur und die Durchsicht des Manuskripts, Direktor A. BOROS für die Bestimmung der Moose, Professor N. BACSÓ für die meteorolo-



logischen Angaben, Adjunkt SZ. PRISZTER für seine nützlichen Anregungen sowie allen jenen Mitgliedern des Lehrstuhls für Botanik der Agrarwissenschaftlichen Universität Budapest, die mit ihrer Hilfe zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen.

## I. Zönologischer Teil

An der Verlandung der «Berek» des Plattensees nehmen mehrere Pflanzengesellschaften Teil. In den mit seichterem Wasser bedeckten Gebieten findet sich das *Caricetum elatae* (heute sind nur noch fragmentarische oder an sekundären Standorten ausgebildete Bestände anzutreffen — seine Charakterart ist *Lathyrus paluster*), in den mit tieferem Wasser bedeckten Teilen kommt das *Phragmitetum* vor (*Phragmites-Cladium*-Ass.), doch am häufigsten wird man dem *Cladietum marisci* begegnen.

Diese Assoziation aus hohen Schilfen füllt hauptsächlich die Seen mit kalkigem Boden auf, doch siedelt sie sich in grossen Massen auch in den Torfstichen (20) und anderen devastierten Gebieten an (11). Das *Cladietum* ist vornehmlich in Transdanubien verbreitet: im Gebiete Hanság (3, 20), in der Gegend des Plattensees (14, 15, 16, 18), in der Umgebung von Zalaszentmihály (19) und PÓCS (ex verb.), doch kommt sie auch in den mit Torfmoos bestandenen Gebieten zwischen Donau und Theiss vor (BOROS, KOMLÓDI ex verb.). In der Gegend von Klausenburg (= Cluj = Kolozsvár), bildet *Cladium* im *Phrag-*



Abb. 1. Der *Cladietum marisci*-Bestand im «Csehi berek» bei Balatonboglár.  
(Aufnahme von I. MÁTHÉ)

*mitetum* eine Konsoziation (17) doch ist es auch im *Schoenetum* anzutreffen (10, 13).

Die Assoziation wurde zuerst von MÁGÓCSY aus der Gegend des Plattensees beschrieben (9).

Anlässlich der von mir durchgeführten zönologischen Arbeiten wurde sie auf verschiedenen Teilen der «Berek» untersucht, wobei die Aufnahmen mit einer 5stufigen Skala auf einem Gebiet von jeweils 9 m<sup>2</sup> gemacht wurden. Da das *Cladietum* eine sehr homogene Assoziation darstellt, erwies sich bei Minimiarealuntersuchungen eine Probefläche von 9 m<sup>2</sup> zur Prüfung der Assoziation als genügend.

### Aufnahmen

- 1— 6.: Balatonboglár, «Csehi berek», am 15. Juni 1954 (zusammen mit Sz. PRISZTER).  
 7—10.: Fonyód, «Fonyódi bozót», am 1. Juli 1954.  
 11—17 : Fonyódliget, «Orda berek», am 20. Juli 1954.  
 18—20 : Balatonboglár, «Csehi berek», am 13. August 1954 (Aufnahmen von I. MÁTHÉ).

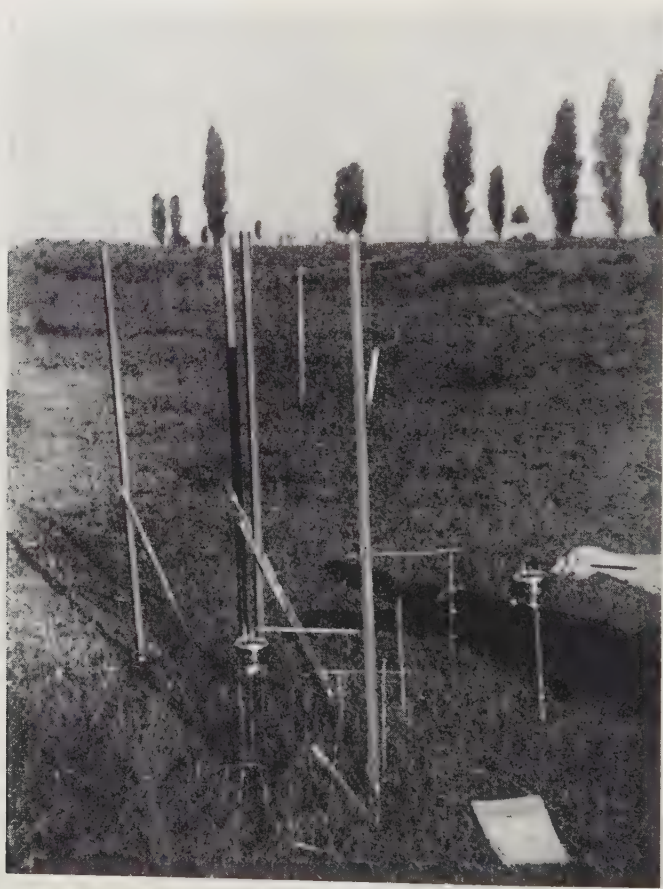


Abb. 2. Mikroklimastation bei Balatonboglár im *Brometum cynodontetosum*.  
 (Aufnahme von I. MÁTHÉ)

Die Gesamtzahl der an der Assoziation teilnehmenden Arten beträgt 30, doch kann als wirkliche Charakterart nur *Cladium mariscus* angesehen werden.



Eine charakteristische Artenkombination ist folgende (K IV—V, F 3—4) : *Lythrum salicaria*, *Calystegia sepium*, *Stachys palustris*, *Mentha aquatica*, *Lycopus europaeus*, *Thrinia nudicaulis* ssp. *taraxacoides*, *Sonchus palustris*, *S. arvensis*, *Orchis palustris*, *Schoenus nigricans*, *Cladium mariscus*, *Phragmites communis*, *Agrostis alba*.

Das Konstanzspektrum zeigt folgendes Bild : V 16,6%, IV 10%, III 3,4%, II 10%, I 60%.

Das Arealtypenspektrum (auf Grund des Gruppenanteils, aus 35 Aufnahmen) ergab : Kozm. 39,1%, Eua. 28,3%, Cp. 18,5%, Kont. 10,3%, Eu. 2,8%.

Schliesslich wies das ökologische Spektrum folgende Verteilung (auf Grund der Gruppenmenge, aus 35 Aufnahmen) auf : HH 65,8%, H 33,8%, Th—TH 0,3%, G 0,1%.

Die Physiognomie der Assoziation wird durch das dominierende *Cladium mariscus* bestimmt. In seinem eintönigen Bestande sind im Frühjahr *Orchis palustris*, im Frühsommer *Calystegia sepium*, im Mittelsommer *Lythrum salicaria*, *Stachys palustris* und *Sonchus arvensis* bzw. *S. palustris* in grösseren Massen in Blüte anzutreffen, und auf Grund dieser Arten lassen sich auch die einzelnen Aspekte voneinander unterscheiden.

Aus den Aufnahmen geht die Artenarmut der Assoziation hervor : auf den untersuchten Gebieten kamen insgesamt bloss 7 bis 15 Arten vor, wobei *Cladium* manchmal sozusagen reine Bestände bildete. Andere inländische sowie ausländische Aufnahmen legen ebenfalls für eine ähnliche Artenarmut Zeugnis ab (vgl. Soó 1932/33, BOJKÓ 1932, LIBBERT 1932, ZÓLYOMI 1934, ZOBRIST 1935, NYÁRÁDY 1941, Soó 1947, JALAS und OKKÓ 1951 usw.).

Die Artenarmut lässt sich durch die starke Konkurrenzkraft von *Cladium* erklären : wo *Cladium* wächst, vermag eine andere Pflanze kaum zu leben. Artenreichere Bestände finden sich nur in den Misch- und Übergangszonen, wo der *Cladium*-Bestand schon etwas lichter ist.

Die Artenzusammensetzung der in Transdanubien vorkommenden *Cladium*-Bestände zeigt ein sehr ähnliches Bild. Die Artenzusammensetzung der *Cladium*-Bestände im Hanság (20), im Sumpfgebiet «Nagyberek» (15) und auf dem hier beschriebenen Gebiete kann als nahezu identisch angesprochen werden. Eine ähnliche Übereinstimmung hinsichtlich der Artenzusammensetzung besteht aber auch zwischen den westeuropäischen und den ungarischen Beständen. Das von LIBBERT (7) aus der Neumark und von ZOBRIST (21) aus der Nordschweiz beschriebene *Cladietum* weist eine zu 60% bzw. 48% gleiche Artenliste auf wie die ungarischen *Cladium*-Bestände.

Untersucht man, aus welchen Assoziationselementen sich das *Cladietum* zusammensetzt, so erhält man folgendes Bild (die Berechnung wurde auf Grund des Gruppenanteils ausgeführt) :

<i>Phragmitetalia</i> ( <i>Phragmition</i> , <i>Magnocaricion</i> ) .....	57,9%
<i>Nanocyperetalia</i> .....	3,6%
<i>Molinietalia</i> ( <i>Molinion</i> , <i>Agrostion</i> ) .....	23,7%
<i>Onopordetalia</i> ( <i>Convolvulion</i> ) .....	8,7%
<i>Potentilletalia</i> ( <i>Polygonion</i> , <i>Potentillion</i> ) .....	4,3%
<i>Populetalia</i> .....	1,4%

Diese Pflanzenarten, d. h. die grosse Zahl von kosmopolitischen Elementen sowie die Ähnlichkeit des Standortes geben eine Erklärung für die ähnliche Artenzusammensetzung der *Cladium*-Bestände.

Kennzeichnend ist auch die Gegenwart von *Phragmites* als ständigem Begleiter von *Cladium*. An den Standorten von *Cladium* kommt sie nur in verminderter Vitalität vor. An einigen Stellen wird aber diese 60 bis 100 cm hohe, vermindert vitale *Phragmites* dominant und bildet mit den Begleitarten des *Cladietum* eine Konsoziation.

Die Zusammensetzung dieser Konsoziation ist folgende: (Aufnahmen vom 15. Juni bis 20. Juli 1954. Deckungswert der Feldschicht: 90–100%).

			A—D	K <sub>s</sub>
Kosm.	HH	<i>Phragmites communis</i> .....	4	V
Cp.	H	<i>Agrostis alba</i> .....	+—3	V
Kosm.	HH	<i>Cladium mariscus</i> .....	+—2	V
P. med.	H	<i>Lythrum salicaria</i> .....	+	V
Eua.	H	<i>Mentha cf. aquatica</i> .....	+	V
Eua.	HH	<i>Lycopus europaeus</i> .....	+	V
Kosm.	H	<i>Sonchus arvensis</i> .....	+—2	IV
Kosm.	H	<i>Calystegia sepium</i> .....	+—2	IV
Eua.	H	<i>Lotus corniculatus</i> .....	+	IV
Cp.	H	<i>Stachys palustris</i> .....	+	IV
Eua.	H	<i>Galium palustre</i> .....	+	II
Eua.	TH	<i>Cirsium palustre</i> .....	+	II
Kosm.	H	<i>Samolus valerandi</i> .....	+	II
Eua.	H	<i>Carex distans</i> .....	+	II
Eua.	H	<i>Potentilla reptans</i> .....	+	I
Eua.	H	<i>Trifolium repens</i> .....	1—2	I
Eua.	TH	<i>Daucus carota</i> .....	+	I
P. pann.	Th	<i>Centaureum uliginosum</i> .....	+	I
P. pann.	G	<i>Cirsium canum</i> .....	+	I
Eu.	H	<i>Sonchus palustris</i> .....	+	I
Eua.	HH	<i>Lysimachia vulgaris</i> .....	+	I
Eu.	G	<i>Orchis palustris</i> .....	+	I
Eua.	H	<i>Carex oederi</i> .....	+	I

Konstanzspektrum: V 26,0%, IV 14,4%, III 0%, II 17,4%, I 39,8%

Arealtypenspektrum: Eua. 39,4%, Kosm. 31,4%, Cp. 14,3%, P. med. 10%, Eu. 4,9%.

Ökologisches Spektrum: HH 71,6%, H 27,8%, Th—TH 0,5%, G. 0,1%.

Diese Konsoziation kann ein Überrest einer ehemaligen *Phragmites-Cladium*-Ass. sein.

Laut ungarischer und ausländischer Literaturangaben sind das *Cladietum* und die *Cladium-Schoenus*-Assoziation als Verbindungsglied zu den Moorwiesen aufzufassen, d. h. das nächste Sukzessionsstadium ist die feuchte Moorwiese (vgl. KOCH 1926, Soó 1930, 1932, 1933, ZÓLYOMI 1934, ZOBRIST 1935). Auf dem Gebiete des untersuchten «Berek» wurde keine *Cladium-Schoenus*-Assoziation angetroffen, *Schoenus nigricans* selbst war mit einer grösseren Zahl von Individuen nur am Rande der ehemaligen Torfstiche sowie in der litoralen Zone des Plattensees vertreten.

Es ist wahrscheinlich, dass auf dem von Kultureinflüssen unberührten Gebiet des «Berek» die Sukzession in die Richtung der feuchten Moorwiese verlaufen wäre, doch schlug die Vegetation als Folge der Entwässerung eine andere Entwicklungsrichtung ein. In der unteren Schicht des *Cladietum* erscheint *Agrostis alba* als ständiger Begleiter. Diese Art vermag sich zwar auf stark beschattetem Boden nur vegetativ zu vermehren, doch wird sie unter dem lichter werdenden *Cladium* stets stärker und bildet einen immer mehr geschlossenen Bestand. Infolge des Kultureinflusses schlug die Sukzession eine vom Gesichtspunkt der Landwirtschaft günstigere Richtung ein, an Stelle der frischen Moorwiese bildete sich *Agrostetum albae*, eine mesophile Wiese guter Qualität, aus.

Über die Zusammensetzung der Straussgraswiese gibt folgende Zusammenstellung Auskunft (Aufnahmen vom 1. bis 20. Juli 1954. Deckungswert der Feldschicht 70—100%, Deckungswert der Mooschicht 20—30%) :

			A—D	K <sub>6</sub>
Cp.	H	<i>Agrostis alba</i> .....	2—4	V
Eua.	H	<i>Sonchus arvensis</i> .....	+—1	V
Eua.	H	<i>Mentha aquatica</i> .....	+—1	V
Kosm.	H	<i>Taraxacum officinale</i> .....	+	V
M.-Eua.	H	<i>Potentilla anserina</i> .....	+—3	IV
Eua.	H	<i>Carex distans</i> .....	+—1	IV
Eua.	HH	<i>Lycopus europaeus</i> .....	+	IV
Cp.	H	<i>Stachys palustris</i> .....	+	IV
Cp.	H	<i>Juncus articulatus</i> .....	+	IV
Kosm.	HH	<i>Phragmites communis</i> .....	+	IV
Eua.	H	<i>Potentilla reptans</i> .....	+—3	III
Eua.	H	<i>Lotus corniculatus</i> .....	+	III
Eu.	Th	<i>Linum catharticum</i> .....	+	III
Kosm.	H	<i>Achillea millefolium</i> .....	+	III
Kosm.	HH	<i>Bolboschoenus maritimus</i> .....	+	III
Eua.	H	<i>Carex oederi</i> .....	+	III
Eua.	H	<i>Galium verum</i> .....	+	II
Eua.	H	<i>Plantago lanceolata</i> .....	+	II
E. m.	H	<i>Centaurea pannonica</i> .....	+	II
Eua.	H	<i>Inula britannica</i> .....	+	II
Eua.	H	<i>Leontodon autumnalis</i> .....	+	II



Kosm.	G	<i>Eleocharis palustris</i> .....	+	II
Eua.	H	<i>Calamagrostis epigeios</i> .....	+	II
Eua.	H	<i>Festuca pratensis</i> .....	+	II
Cp.	H	<i>Poa pratensis</i> .....	+	II
E. M.	H	<i>Tetragonolobus siliquosus</i> .....	+	I
Kosm.	H	<i>Lythrum salicaria</i> .....	+	I
Eua.	TH	<i>Daucus carota</i> .....	+	I
P. pann.	TH	<i>Centaureum uliginosum</i> .....	+	I
Kosm.	H	<i>Calystegia sepium</i> .....	+	I
Kosm.	H	<i>Convolvulus arvensis</i> .....	+	I
Eua.	H	<i>Plantago major</i> .....	+	I
Eua.	H	<i>Leontodon hispidus</i> .....	+	I
Eua.	G	<i>Juncus compressus</i> .....	+	I
Eu.	G	<i>Carex hirta</i> .....	+	I
Cp.	G	<i>C. panicea</i> .....	+	I
Eu.	HH	<i>C. elata</i> .....	+	I
Kosm.	HH	<i>Schoenus nigricans</i> .....	+	I
Moose: <i>Bryum</i> sp. <i>Funaria hygrometrica</i> (L.) Zibth.				
Pilze: <i>Clitocybe dealbata</i> Fr.				

Acc.: *Althaea officinalis*, *Cerastium vulgatum*, *Aster pannonicus*, *Cirsium canum*, *C. arvense*, *Scorzonera parviflora*, *Orchis palustris*, *Cladium mariscus*.

Konstanzspektrum: V 11%, IV 14,1%, III 14,1%, II 24,6%, I 36,2%.

Arealtypenspektrum: Eua. 45,7%, Kosm. 21,6%, Cp. 18,0%, Eu. 10,7%, E. m. 3,0%, P. pann. 1,0%.

Ökologisches Spektrum: H 97,3%, HH 1,3%, G. 0,8%, Th—TH 0,6%.

Die *Juncus subnodulus*-Fazies des am Rande des «Bézsényi bozót» befindlichen *Agrostetum albae* geht in feuchte Moorwiesen über. Ihre Zusammensetzung ist auf Grund einer Aufnahme folgende: *Agrostis alba* 2, *Phragmites communis* 1, *Juncus subnodulosus* 5, *Calystegia sepium* 2, *Cirsium palustre* +, *Schoenoplectus tabernaemontani* +, *Carex acutiformis* 1, *Mentha aquatica* 1, *Potentilla anserina* +, *Lotus corniculatus* +, *Sonchus arvensis* +, *Eupatorium cannabinum* +, *Lysimachia vulgaris* +, *Plantago major* +, *Polygonum lapathifolium* +, *Stachys palustris* +, *Galium palustre* +, *Cirsium canum* +.

## II. Ökologischer Teil

### a) Bodenverhältnisse

Die Bodenverhältnisse des hier geschilderten verlandeten Gebietes werden im nachstehenden auf Grund eigener Untersuchungen sowie auf Grund jener des Agrochemischen Forschungsinstituts (12) und des VEB für Torfgewinnung erörtert.

Der Boden des *Cladietum* besteht aus kalkigem Torf, die Oberschicht ist an einzelnen Stellen in einer Mächtigkeit von 10 bis 30 cm anmoorig, an der

Oberfläche findet man häufig grosse Mengen von Schneckenhäusern (an solchen Stellen bewegt sich der  $\text{CaCO}_3$ -Gehalt des Bodens um 60—70%).

Die durchschnittliche Mächtigkeit der Torfschicht beträgt 40 bis 140 cm, in der Nähe des Westlichen Hauptkanals erreicht sie sogar eine Mächtigkeit von 180 cm (Bohrungsangaben des VEB für Torfgewinnung).

Der Torf ist braun, von Fasern durchsetzt, mit erkennbaren pflanzlichen Teilen. Das Grundwasser befindet sich in einer Tiefe von 40—60 cm, an den tiefer gelegenen Teilen des Gebietes ist es ganz in der Nähe der Oberfläche. In einer Tiefe von 1 m trifft man häufig auf die Ausscheidung von Kalk und Eisen, auf Gleybildung, häufig ist auch das Vorkommen von  $\text{H}_2\text{S}$ .

Die Angaben eines charakteristischen Bodenprofils der hier untersuchten Nehrung waren am Standort des *Cladietum* folgende :

Schichtenmächtigkeit cm	pH-Wert im Wasser	$\text{CaCO}_3$ %	Gehalt an organischen Stoffen %
0—30 cm	8,2	54,7	30,6
30—60 cm	8,3	32,0	
60—100 cm	8,4	38,0	
100—160 cm	8,5	21,8	

Der Kalkgehalt der oberen Bodenschicht (auf Grund von an 100 verschiedenen Stellen genommenen Proben) schwankte zwischen 5 und 65%. Das von ZOBRIŠT in der Nordschweiz untersuchte *Cladietum* (21) kam auf einem Boden mit einem Kalkgehalt von 46—88% vor.

Der pH-Wert schwankte zwischen 7,7 und 8,8, der häufigste Wert war 8,0—8,2 (Abb. 3).

Auf dem nahe zum Plattensee gelegenen Gebiet lagerte sich auf den Torf ein kalkiger Sand, dessen Kalkgehalt 8—10% und dessen pH-Wert 6,9—7,5%

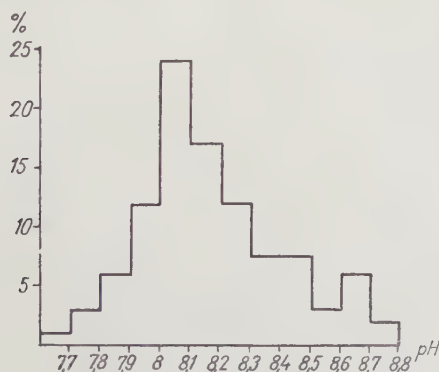


Abb. 3. Die Amplitude des pH-Wertes von *Cladietum marisci* im «Berek» bei Balatonboglár - Fonyód (auf Grund von 100 Bodenproben)

beträgt. Hier finden sich Bestände von *Brometum cynodontetosum*. Aus den Bodenuntersuchungen ging hervor, dass das *Cladietum* eine basophile Assoziation ist, die erfordert den Kalkgehalt des Bodens.

### b) Die Mikroklimaverhältnisse des *Cladietum*

Die Mikroklimamessungen wurden am 12. und 13. August 1954 durchgeführt. Die Beobachtungsstationen waren im *Cladietum*, in der *Phragmitetum*-Konsoziation und im *Brometum cynodontetosum* aufgestellt. Zur Messung des Mikroklimas wurden Normalthermometer und PICHESche Evaporimeter benutzt.

Die Angaben der in der Nähe befindlichen Makroklimastation von Fonyód waren folgende :

<b>Lufttemperatur :</b>	7,49 <sup>h</sup>	14,49 <sup>h</sup>	21,49 <sup>h</sup>	Mittelwert
12. August 1954	17,8	24,0	17,4	19,7° C
13. August 1954	16,7	28,5	18,2	21,1° C

### Windrichtung und Windstärke :

12. August 1954	—	N <sub>1</sub>	W <sub>1</sub>
13. August 1954	SW <sub>1</sub>	S <sub>3</sub>	S <sub>1</sub>

Temperaturmaximum : am 12. August 1954 25,0° C

am 13. August 1954 28,5° C

Temperaturminimum : am 12. August 1954 15,5° C

am 13. August 1954 13,5° C

Das Klima des *Cladietum*-Bestandes war durch folgende Angaben charakterisiert : untertags wurde die wärmste Temperatur in einer Höhe von 100 cm beobachtet, doch zeigte sich in den Mittagsstunden, zur Zeit der stärksten Erwärmung, das Maximum zwischen 5 und 20 cm Höhe (30,7—31,7° C). In der höheren und geschlosseneren *Phragmitetum*-Konsoziation erwärmte sich die Luft in einem geringeren Ausmass (29,0—29,4° C). Der *Cladium*-Bestand ist in 5—20 cm Höhe am dichtesten, und der Umstand, dass die Luftbewegung dort abgebremst wird, ermöglicht eine stärkere Erwärmung (Abb. 2). Im Laufe des Tages war der kühlsste Teil die gut beschattete Bodenoberfläche, ihr negativer Temperaturunterschied blieb selbst in den wärmsten Mittagsstunden bestehen (in 20 cm Höhe 30,1° C, an der Bodenoberfläche 26,0° C, in der *Phragmitetum*-Konsoziation in 20 cm Höhe 29,4° C, an der Bodenoberfläche 21,8° C). Demgegenüber erwärmte sich auf der *Cynodon*-Weide mit sandiger Ober-



fläche und einer lockeren Pflanzendecke die Bodenoberfläche um 14<sup>h</sup> auf 42,1°C. Von 18<sup>h</sup> angefangen setzte die Abkühlung ein, u. zw. zuerst in einer Höhe von 5–20 cm, während sie bei 100 cm etwas später begann. Ab 20<sup>h</sup> lässt sich die typische Abkühlungskurve mit ihrem steilen Abfall beobachten. (Von 18<sup>h</sup> bis 21<sup>h</sup> sank die Temperatur um 10° C.) Die stärkste Abkühlung konnte in den frühen Morgenstunden (4–6<sup>h</sup>) wahrgenommen werden, die niedrigste Temperatur (8,2° C) war in 20 cm Höhe anzutreffen. Auf der *Cynodon*-Weide kühlte sich die Luft in 5 cm Höhe auf 6,5° C ab.

Unter dem Schutz des Pflanzenbestandes zeigt die Bodenfläche von 19<sup>h</sup> angefangen eine gleichmässige Abkühlung, hier gab es während der ganzen Nacht die höchsten Temperaturen. Zur Zeit der stärksten Abkühlung wurde

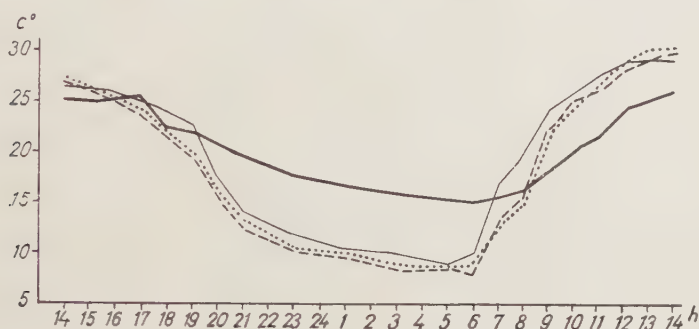


Abb. 4. Der Tagesgang der Lufttemperatur im *Cladietum mariscus*-Bestand. Balatonboglár 12–13. VIII. 1954 ——— = Bodenoberfläche, ——— = 5 cm Höhe, ——— = 20 cm Höhe ..... = 100 cm Höhe

auf der Bodenoberfläche eine Temperatur von 15,2° C gemessen. (Der Unterschied zwischen dem 20-cm-Niveau und der Bodenoberfläche betrug 7° C.)

In der *Phragmitetum*-Konsoziation konnten im Laufe der Nacht ähnliche Temperaturen festgestellt werden, das Ausmass der Abkühlung war um etwa 1° C geringer als im *Cladietum*. Die Erwärmung setzte nach 6<sup>h</sup> ein, an der Bodenoberfläche etwas später.

Aus den Temperaturangaben ist ersichtlich, dass die negative Temperaturverteilung sowohl im *Cladietum* als auch im *Phragmitetum* im Laufe des Tages anhält. Beim *Cladietum* erwies sich das 20-cm-Niveau als aktive Oberfläche (was in Kenntnis der Physiognomie des Bestandes verständlich ist) und beim *Phragmitetum* das 100-cm-Niveau. Die Tagesschwankung betrug im *Cladietum* auf der aktiven Oberfläche 21,9° C, auf der Bodenfläche 10,5° C, während sie in der *Phragmitetum*-Konsoziation 19,3° C und auf der Bodenoberfläche 6,8 C ausmachte.

Der Tagesgang der Bodentemperatur wurde in Tiefen von 5, 10, 20 und 40 cm gemessen. In dem gut beschatteten, feuchten Torfboden folgte in einer

Tiefe von 5 cm die Bodentemperatur der Temperatur der Bodenoberfläche mit einer geringen Verzögerung und zeigte im Laufe des Tages bloss eine geringfügige Schwankung ( $5,3^{\circ}\text{C}$ , bei der *Phragmitetum*-Konsoziation  $1,6^{\circ}\text{C}$ ). Auf der *Cynodon*-Weide ist diese Schwankung noch recht gross, nämlich  $11,1^{\circ}\text{C}$ . Mit zunehmender Tiefe folgte der Gang der Bodentemperatur der Oberflächentemperatur mit einer immer grösseren Verzögerung, wobei die Tagesschwankungen noch geringer waren. So konnten in Tiefen von 20 und 40 cm im feuchten Torf kaum mehr Temperaturschwankungen wahrgenommen werden. (Bei Messungen im Wiesenmoor bei Isaszeg wurde die gleiche Beobachtung gemacht.) Auf der *Cynodon*-Weide war in 20 cm Tiefe bereits eine geringere Schwankung festzustellen (der Boden war ein mittelfeuchter sandiger, an-

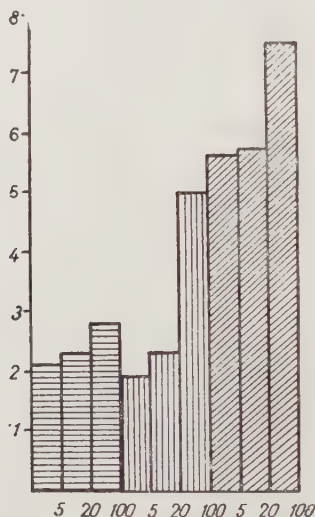


Abb. 5. Die Tagessummen der Verdunstung. Balatonboglár, 12—13. VIII. 1954. ——— *Phragmitetum*-Konsoziation, — — — — *Cladietum*. . . . . *Brometum cynodontetosum*

mooriger Boden), doch hörte in einer Tiefe von 40 cm, wo der Boden aus feuchtem Torf bestand, die Schwankung bereits auf.

Die Verdunstung wurde in 5, 20 und 100 cm Höhe über dem Boden gemessen (Abb. 3). Den grossen Verdunstungswert zeigte die *Cynodon*-Weide, wo die Wirkung des Sonnenscheins und des Windes ungestört zur Geltung kommen konnte. (Um 13<sup>h</sup> betrug die Verdunstung in einer Höhe von 100 cm  $1,2\text{ cm}^3$  je Stunde.) Beim *Cladietum* konnten die höchsten Verdunstungswerte nicht in den sich am stärksten erwärmenden Niveaus beobachtet werden, sondern bei 100 cm (um 13<sup>h</sup>  $1\text{ cm}^3$ , in der *Phragmitetum*-Konsoziation  $0,5\text{ cm}^3$ ). Im Inneren des Bestandes war die Verdunstung trotz der hohen Temperatur geringer (bei 20 cm  $0,4\text{ cm}^3$ , in der *Phragmitetum*-Konsoziation  $0,2\text{ cm}^3$ ). Die Ursache für

diese Erscheinung ist die geringere Luftbewegung und die höhere relative Feuchtigkeit im Inneren des Bestandes. Von 20<sup>h</sup> bis morgens 7—8<sup>h</sup> war in keinem Bestand eine Verdunstung festzustellen.

## LITERATUR

1. BOJKÓ, H.: Über die Pflanzengesellschaften im burgenländischen Gebiete östlich vom Neusiedler-See. Burgenländische Heimatblätter I. 1932. S. 43—54.
2. BORBÁS, V.: A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete (Die Pflanzengeographie und Pteridophytenvegetation des Plattensees und seiner Ufergebiete. Nur ungar.). Budapest 1900. S. 128—129.
3. GÁYER, GY.—POLGÁR, S.: Az Allium suaveolens Jacq. magyarországi előfordulása (Das Vorkommen von Allium suaveolens Jacq. in Ungarn. Nur ungar.). Magy. Bot. Lapok 24. 1925. S. 109—111.
4. JALAS, J.—ÖKKÖ, V.: Botanical and Geological Analysis of the Cladium mariscus Station in Yoroinen. Arch. Soc. zool. bot. fenn. «Vanamo». 5. 1951. S. 82—102.
5. KOCH, V.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jahrb. d. St. Gall. Naturw. Ges. 61/2. 1925. S. 1—146.
6. LÁSZLÓ, G.: A tőzeglápok és előfordulásuk Magyarországon (Die Torfmoore und ihr Vorkommen in Ungarn. Nur ungar.). Budapest 1915. S. 155—159.
7. LIBBERT, W.: Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft unter Berücksichtigung der angrenzenden Landschaften. Verh. d. bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 1932.
8. LÓCZY, L.: A Balaton környékének geológiai képződményei (Die geologischen Gebilde der Umgebung des Plattensees. Nur ungar.). Budapest 1913. S. 469—471, 523—529.
9. MÁGÓCSY-DIETZ, S.: Adatok a Balaton és környéke flórájának ismeretéhez (Beiträge zur Kenntnis der Flora des Plattensees und seiner Umgebung. Nur ungar.). Bot. Közl. 13. 1914. S. 117—127.
10. NYÁRÁDY, E. GY.: Kolozsvár környékének mocsárvilága (Die Sumpfwelt der Umgebung von Klausenburg. Nur ungar.). Erdélyi Múzeum 46. 1941. S. 105.
11. POLGÁR, S.: Új talaj befűvesedésének érdekes esete. (Ein interessanter Fall der Vergrasung von neuem Boden. Nur ungar.). Bot. Közl. 34. 1937. S. 15—24.
12. SIK, K.: Balatonboglár. Magyarázatok Magyarország geológiai és talajismeretű térképéhez (Balatonboglár. Erklärungen zur geologischen und bodenkundlichen Karte Ungarns. Nur ungar.). Budapest 1946.
13. SOÓ, R.: Geobotanische Monographie von Kolozsvár. Tisza I. Társ. Honism. Biz. Kiadv. 15—16. 1927. S. 1—152.
14. SOÓ, R.: A modern növényföldrajz problémái, irányai és irodalma. A növényiszociológia Magyarországon (Die Probleme, Richtungen und Literatur der modernen Geobotanik. Die Pflanzensoziologie in Ungarn. Nur ungar.). Magy. Biol. Kut. int. Munkái 1932. S. 1—30.
15. SOÓ, R.: Adatok a Balatonvidék vegetációjának ismeretéhez. (Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des Plattenseegebietes. Nur ungar.). Magy. Biol. Kut. int. Munkái IV. 1932. S. 112—121.
16. SOÓ, R.: A Balatonvidék növényiszövetkezeteinek szociológiai és ökológiai jellemvonásai (Die soziologischen und ökologischen Charakterzüge der Phytozönosen des Plattenseegebietes. Nur ungar.). Mat. és Term. tud. Ért. 1933. S. 669—712.
17. SOÓ, R.: Les associations végétales de la moyenne Transilvanie. II. Les associations des marais, des prairies et des steppes. Acta Geobot. Hung. IV./2. 1949. S. 3—107.
18. SOÓ, R.—ZÓLYOMI, B.: A vácrátóti növényföldrajzi térképezési tanfolyam jegyzete (Kollegheft des geobotanischen Kartierungskurses in Vác-rátót. Nur ungar.) Budapest 1950. Als Manuskript, lithogr. S. 136.
19. SOÓ, R.—JÁVORKA, S.: A magyar növényvilág kézikönyve. (Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt. Nur ungar.). Budapest 1951.
20. ZÓLYOMI, B.: A Hanság növényiszövetkezetei. (Die Phytozönosen des Hanság. Nur ungar.). Vasi Szemle. Szombathely 1934. S. 146—174.
21. ZOBRIST, L.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchung des Schoenetum nigricantis im Nordostschweizerischen Mittellande. Beitr. zur geobot. Landesaufn. Bern 1935.



## ЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ CLADIETUM MARISCI В ОКРЕСТНОСТИ ОЗЕРА БАЛАТОН

М. КОВАЧ

### Резюме

Автор занимается вегетацией роши простирающейся между Фоньодом и Балатон-богларом, — ассоциацией *Cladium mariscus*. Данная территория представляет собой заглохший и отторфованный залив озера Балатон.

Исследованная ассоциация *Cladietum marisci* является бедным видами сообществом, его состав видов по большей части совпадает с другими венгерскими и зарубежными составами. На отдельных местах роши вместо вида *Cladium* преобладает вид *Phragmites*; состав такого рода называется автором консоциацией *Cladietum*.

В противоположность литературным данным, ввиду культурных воздействий, следующей фазой смены не является влажный заболоченный луг, а *Agrostetum albae*.

Почва *Cladietum* — известковый торф, содержание  $\text{CaCO}_3$  в котором колеблется между 5—65%. Величина pH — между 7,7—8,8.

Определения микроклимата проводились в ассоциации *Cladietum*, в консоциации *Phragmitetum* и в *Brometum cynodontetosum*. Для микроклимата состава *Cladietum* характерны: отрицательная температурная стратификация, а состава — в течение дня постоянная. Активной поверхностью является ярус в 20 см. Поверхность почвы самая холодная днем, ночью же самая теплая. В хорошо затененной влажной торфяной почве глубиной в 20 и 40 см уже едва ли имеются температурные колебания. Наивысшая величина испарения определилась на ярусе в 100 см. В середине состава, несмотря на высокую температуру, испарение было ниже.

*Cladietum marisci*

Moose: *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth., *Leptobryum pyriforme* (L.), Schimpf., *Bryum* sp

A c c. : *Tetragonolobus siliquosus*, *Epilobium parviflorum*, *Pastinaca sativa*, *Althaea officinalis*,  
*Aster pannonicus*, *Cirsium arvense*, *Rumex acetosa*, *Schoenoplectus tabernaemontani*,  
*Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis palustris*, *Juncus articulatus*, *Typha latifolia*.





# DIE GESETZMÄSSIGKEITEN DER BLUTUNG UND DER STICKSTOFFUMWANDLUNG IN DER WURZEL

Von

N. G. POTAPOV und EDITH CSEH

*Pflanzenphysiologisches Institut der Loránd-Eötvös-Universität, Budapest*

(Eingegangen am 23. III. 1955.)

## Einleitung

An der verletzten bzw. oberhalb des Wurzelhalses abgeschnittenen Pflanze tritt die Erscheinung des sog. Blutens auf. Diese Erscheinung ist bereits seit langer Zeit bekannt. Schon vor mehr als 200 Jahren mass HALES in seinen Versuchen die Grösse des Wurzeldruckes auf Grundlage der Blutung. HOFMEISTER wies im Jahre 1862 nach, dass die beim Bluten von den Pflanzen ausgeschiedene Flüssigkeitsmenge das Volumen der Wurzel bedeutend übersteigt. Auch die Zusammensetzung des Blutungssaftes wird seit etwa 100 Jahren untersucht, doch sind die chemischen Angaben noch in vieler Beziehung lückenhaft. Zahlreiche Aspekte der Physiologie des Blutens sind ebenfalls noch ungeklärt.

In den ersten Stadien der Physiologie des Blutens wurden folgende Fragen untersucht: 1. die Grösse des Wurzeldruckes; 2. die Zeitdauer des Blutens; 3. die Menge des von den verschiedenen Pflanzen ausgeschiedenen Blutungssaftes; 4. die Intensität und Periodizität des Blutens; 5. die Abhängigkeit des Blutungsprozesses von den Aussenbedingungen (Temperatur, Aeration); 6. die Zusammenstzung des Blutungssaftes.

Der Blutungsmechanismus wurde im allgemeinen auf Grund der theoretischen Konzeption über die Wanderung des Wassers erklärt. SABININ war der erste, der die Erscheinung des Blutens zur Charakterisierung der Mineralstoffernährung der Pflanzen benutzte (22). In den letzten Jahren wurde diese Methode auch zur näheren Erforschung der Tätigkeit des Wurzelsystems angewandt (17, 18, 24).

Die im Zusammenhang mit der Blutung geleistete wissenschaftliche Arbeit war einesteils auf die Erforschung der Physiologie und des Mechanismus dieser Erscheinung gerichtet (6, 7, 12, 21, 24, 26, 27) und war anderenteils bestrebt, die Blutung selber als Methode zur Charakterisierung der Mineralstoffernährung der Pflanzen (10, 11, 13, 15, 22, 23, 25) bzw. des Wurzelsystems heranzuziehen (2, 3, 17, 18, 24).

Im Pflanzenphysiologischen Institut wurde bei der Untersuchung der Mineralstoffernährung der Kulturpflanzen auch die Blutungsmethode ange-

wandt. In den ausgeführten Versuchen ging das Bestreben dahin, Antwort auf folgende Fragen zu erhalten: Zeitdauer des Blutens, Intensität des Blutens, Veränderungen des Blutens mit wechselndem Alter, Gesetzmässigkeiten der Stickstoffumwandlung.

### Material und Methode

Als Versuchspflanzen dienten Spargelkürbis, Mais «Martonvásár F. B.», Kartoffel «frühe Rosa» und Sonnenblume «Mauthner». Der Blutungssaft wurde mit Hilfe eines Auffanggefäßes gesammelt, das mit einem Gummirohr an den Wurzelhals der Pflanze angeschlossen war (18). Mit der Blutung wurde jeweils morgens um 9 Uhr begonnen und der Saft je nach der Blutungsintensität der betreffenden Pflanzenart alle 3 oder 6 Stunden von denselben Pflanzenindividuen eingesammelt. Die Schnittfläche wurde nicht erneuert. Da die Blutungsintensität selbst der nebeneinander wachsenden Individuen ein und derselben Art sehr verschieden ist, so wurden, um verlässliche Durchschnittswerte zu erhalten, immer etwa je 50 Pflanzen bluten gelassen. Je nach der im Anfang gelieferten Saftmenge wurden die Individuen — da sie ja nicht gleichförmig intensiv bluteten — in drei, vier oder fünf Gruppen eingeteilt. Diese Gruppeneinteilung wurde dann während des Blutens nicht mehr geändert. Bei der Untersuchung der Blutungsintensität betrug die Blutungsdauer 36 Stunden. Bei der 32tägigen Sonnenblume, dem 42tägigen Mais und dem 79tägigen Kürbis wurden die Auffanggefäße an einigen intensiv blutenden Individuen belassen. Zweimal täglich — morgens und abends — wurde die Menge des Blutungssaftes bis zum Aufhören der Saftausscheidung gemessen.

Indem so gewonnenen Blutungssaft wurde die Menge des anorganischen, organischen und Gesamtstickstoffs bestimmt, u. zw. das Nitrat mit Phenoldisulfosäure (9), das Ammoniak mit der Diffusionsmethode (1) und der organische Stickstoff nach KJELDAHL bzw. mit Hilfe von NESSLERS Reagens. Das Nitrat wurde zuvor mit Xylenol aus dem Medium entfernt (5). NESSLERS Reagens wurde nach JENDRASSIK bereitet (8): es wurden 8 g  $\text{HgJ}_2$  und 10 g KJ in 10 ml Wasser gelöst, wonach die Flüssigkeit auf 100 ml aufgefüllt wurde. Nach 24 Stunden wurde die Lösung abzentrifugiert. Bei der Durchführung der Reaktion wurde als Schutzkolloid 1%iges Gummiarabikum benutzt. Der Gesamtstickstoff ergab sich als Summe des anorganischen und organischen Stickstoffs.

Die quantitative Bestimmung der organischen Stickstoffformen erfolgte während der Vegetationsperiode zu drei Zeitpunkten, u. zw. an der 29tägigen — im intensiven vegetativen Wachstum befindlichen —, an der 48tägigen — in Blüte befindlichen — und an der 76tägigen, fruchtreifen Maispflanze. Die Blutung dauerte in jedem einzelnen Falle von 9 Uhr morgens bis nächsten Tag um 9 Uhr morgens. Die Auffanggefäße wurden alle 12 Stunden gewechselt. Der am Tag und in der Nacht gesammelte Blutungssaft wurde hinsichtlich sämtlicher bekannter Stickstoffformen analysiert, d. h. hinsichtlich Nitrat-N, Ammoniak-N, Amino-N, Amid-N, mit Phosphorwolframsäure ausfällbarem N und Gesamt-N.

Die qualitative Bestimmung des Aminostickstoffs erfolgte auf dem Ringchromatogramm (19) mit Hilfe von Butanol-Eisessig-Phenol-Wasser im Verhältnis von 128:40:16:16 als Lösungsmittel, die quantitative Bestimmung mit der Methode von FISCHER und DÖRFEL (4) auf Papier Macherey-Nagel 619/H. Die Eindichtung des Saftes fand auf Papier statt, wenn jedoch die Hydrolyse durchgeführt wurde, dann im Vakuum bei 60° C. Der Amidstickstoff wurde nach zweistündiger Hydrolyse mit 30%iger Schwefelsäure durch Messung des während der Hydrolyse entstehenden Ammoniaks mit der Methode von SCHULEK und FÓTI (20) bestimmt. Der basische Stickstoff wurde mit 20%iger Phosphorwolframsäure ausgefällt, der Niederschlag nach 24stündigem Stehen abzentrifugiert, mit Schwefelsäure zerstört, und das entstandene Ammoniak mit NESSLERS Reagens bestimmt.

### Ergebnisse

*Die Zeitdauer des Blutens.* Die Blutung der zur Untersuchung herangezogenen Pflanzenindividuen wurde solange fortgesetzt, bis sie nach kürzerer oder längerer Zeit vollständig aufhörte. Die erhaltenen Ergebnisse sind in Abb. 1 dargestellt. Es ist klar ersichtlich, dass sich die verschiedenen Pflanzen

sehr unterschiedlich verhalten, u. zw. weichen sie einerseits in der anfänglichen Intensität ihrer Blutung voneinander ab, und andererseits ist auch die Zeitdauer ihres Blutens verschieden.

*Die Intensität des Blutens.* Zur eingehenderen Untersuchung der Veränderung der Blutungssaftmenge wurden weitere Versuche von 36stündiger

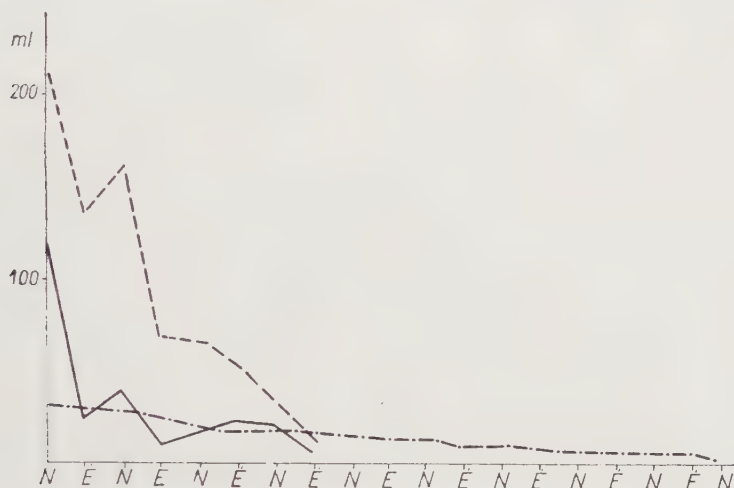


Abb. 1. Zeitdauer des Blutens. — Sonnenblume, 32tägig, Blutung: 25–29. VI. — — — Mais, 42tägig, Blutung: 20–29. VII. — — — Kürbis, 79tägig, Blutung: 10–14. VIII. N — Menge des am Tage gebluteten Saftes E — Menge des in der Nacht gebluteten Saftes.

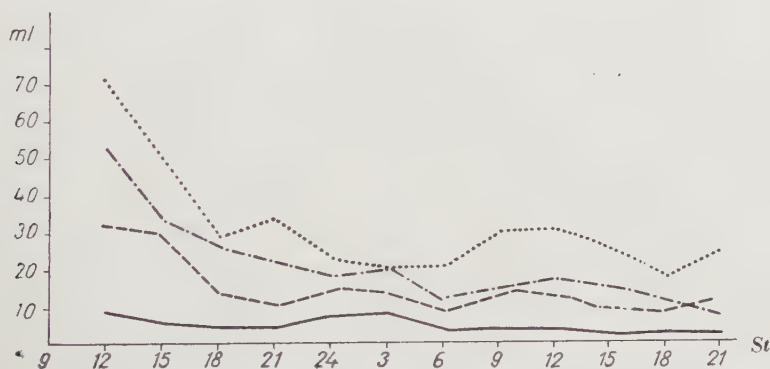


Abb. 2. Kürbis, Menge des Blutungssaftes. Blutung im Alter von 29 Tagen. Sammlung des Saftes alle 3 Stunden. — I. Gruppe, — — — II. Gruppe, — · — III. Gruppe, . . . IV. Gruppe

Dauer angesetzt, wobei auch die vorherigen Angaben benutzt wurden. Die Blutungsintensität der in den Versuchen verwendeten Pflanzen wird in den Abbildungen 2 bis 5 veranschaulicht. Abb. 2 und 3 zeigen besonders gut, wie gross die individuellen Unterschiede sein können. In Abb. 2 ist zwischen der



I. und IV. Gruppe beim Anfangswert ein achtfacher Unterschied festzustellen. Auch diese Tatsache weist darauf hin, dass es unrichtig ist, für die Analyse nur die schwächsten oder stärksten Pflanzen auszusuchen.

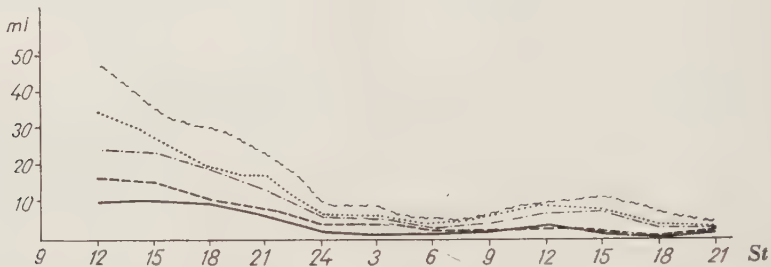


Abb. 3. Sonnenblume, Menge des Blutungssaftes. Blutung im Alter von 32 Tagen. Sammlung des Saftes alle 3 Stunden. — I. Gruppe, --- II. Gruppe, — · — III. Gruppe, · · · · IV. Gruppe, ~ ~ ~ V. Gruppe

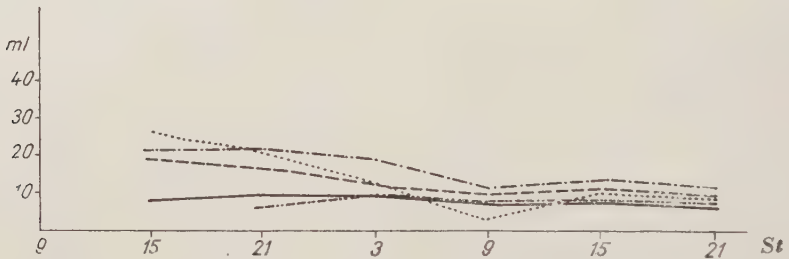


Abb. 4. Mais, Menge des Blutungssaftes. Blutung im Alter von 42 Tagen. Sammlung des Saftes alle 6 Stunden. — I. Gruppe, --- II. Gruppe, — · — III. Gruppe, · · · · IV. Gruppe, · · · · · O-Gruppe (die in die O-Gruppe gehörigen Pflanzen bluteten in den ersten 6 Stunden nicht).

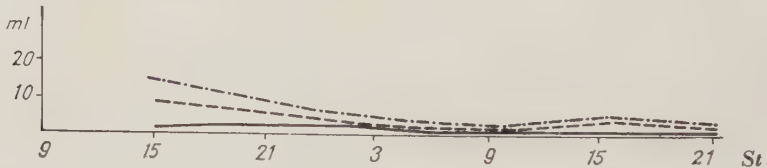


Abb. 5. Kartoffel, Menge des Blutungssaftes. Blutung im Alter von 48 Tagen. Sammlung des Saftes alle 6 Stunden. — I. Gruppe, --- II. Gruppe, — · — III. Gruppe

*Veränderungen mit dem Alter der Pflanze.* Die Menge des ausgeschiedenen Blutungssaftes bleibt im Laufe des Lebens der Pflanze nicht konstant, da ja die Blutung ein physiologischer und nicht ein physikalisch-chemischer Prozess ist und sich daher offensichtlich mit dem Lebensalter ändert. Abb. 6 stellt die in 36 Stunden ausgeschiedene, auf ein Individuum bezogene Blutungsaftmenge von Kürbispflanzen verschiedenen Alters dar. Aus der Abbildung

geht hervor, dass die im Blütenzustand befindliche 50tägige Pflanze am intensivsten blutet.

Die nachstehende Tabelle gibt einen ausführlicheren Vergleich der Saftausscheidung von 29-, 50- und 79tägigen Kürbispflanzen in den ersten und zweiten 12 Stunden. Während die Saftmenge in der vegetativen Phase in den zweiten 12 Stunden fast auf die Hälfte sinkt, beträgt diese Abnahme in der

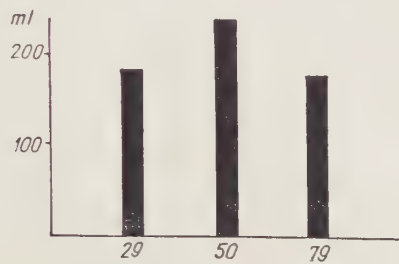


Abb. 6. Kürbis, Menge des Blutungssaftes im Alter von 29, 50 und 79 Tagen. Die Ordinate gibt die während 36 Stunden ausgeschiedene Saftmenge (auf ein Individuum bezogen) an.

generativen Phase nur etwa 13%. Diese Angaben bestätigen also ebenfalls die Feststellung, dass sich in der Intensität des Blutens ausgesprochene, mit dem Alter zusammenhängende Änderungen zeigen.

Tabelle I

Die Veränderung der Blutungsintensität des Kürbisses mit dem Alter

Alter	Menge des Blutungssaftes in ml auf 1 Pflanze bezogen			Ausmass der Abnahme der Blutung in % im Vergleich zu den ersten 12 Stunden	
	in den ersten 12 <sup>h</sup>	in den zweiten 12 <sup>h</sup>	in den dritten 12 <sup>h</sup>	in den zweiten 12 <sup>h</sup>	in den dritten 12 <sup>h</sup>
29 Tage .....	90,9	50,7	42,6	44,2	53,1
50 Tage (Blüte) .....	92,4	80,3	68,2	13,1	26,2
79 Tage (Fruchtreife) .	84,1	45,5	50,7	45,9	39,7

*Die Gesetzmässigkeiten der Stickstoffumwandlung.* Bei der Untersuchung der Stickstoffumwandlung wurde von der bereits bekannten und unbestreitbaren Tatsache ausgegangen, dass das Wurzelsystem einen gewissen Prozentsatz des Stickstoffs den oberirdischen Organen in organischer Form zuführt.

Beim Kürbis und beim Mais spielen sich sowohl in der vegetativen als auch in der generativen Phase die grössten Veränderungen in den ersten 12 Stunden ab. Sehr interessant ist die Frage nach der Richtung, in der sich das Verhältnis zwischen anorganischem und organischem Stickstoff verändert. Diese Frage bedarf noch eingehender Untersuchungen. Gleichzeitig mit der

starken Erniedrigung der Konzentration an anorganischem Stickstoff lässt sich eine Erhöhung des organischen Stickstoffgehaltes beobachten. Das Verhältnis zwischen anorganischem und organischem Stickstoff sinkt von dem

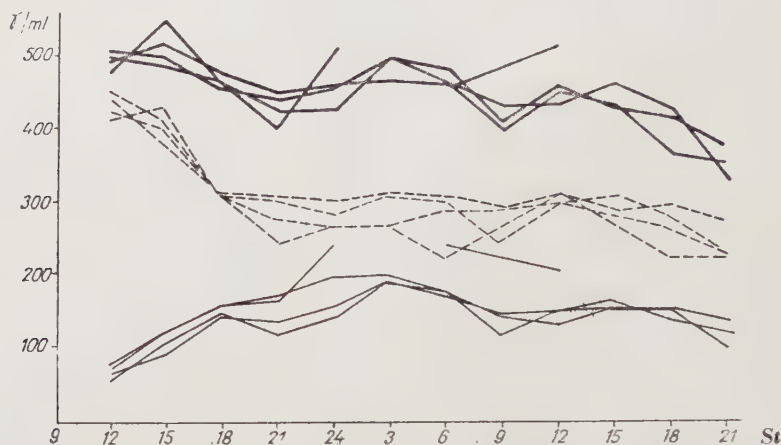


Abb. 7. Kürbis, Stickstoffformen im Alter von 29 Tagen, in der Phase kräftigsten Wachstums. 3stündliche Analyse des Blutungssaftes während 36 Stunden. (Die 4 Linien bezeichnen jeweils die Konzentrationswerte der verschiedenen Gruppen.) - - - - anorganischer N, ——— organischer N, ——— Gesamt-N

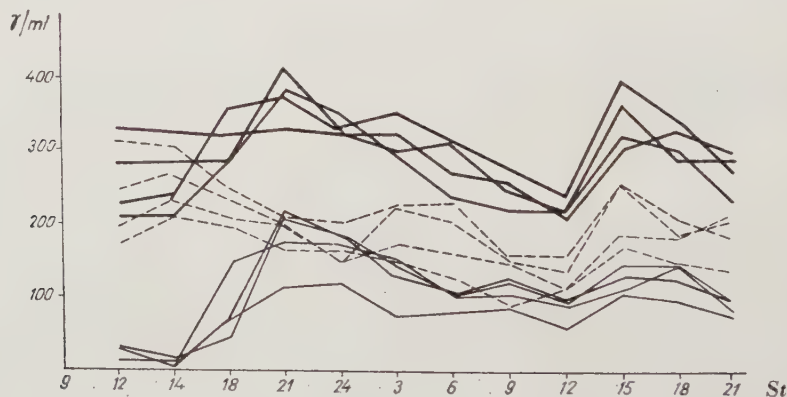


Abb. 8. Kürbis, Stickstoffformen im Alter von 50 Tagen, in der Blütezeit. 3stündliche Analyse des Blutungssaftes während 36 Stunden. (Die 4 Linien bezeichnen jeweils die Konzentrationswerte der verschiedenen Gruppen.) - - - - anorganischer N, ——— organischer N, ——— Gesamt-N

beim Kürbis in der vegetativen Phase in der 6. Stunde gemessenen Wert von 3,63 in der 12. Stunde auf 1,89, und beim Mais von 5,42 auf 1,41. Die gegensätzliche Richtung der Veränderungen des Stickstoffgehaltes wird in den Abb. 7 bis 9 gut veranschaulicht. Die Veränderung der einen Form ist oft geradezu ein Spiegelbild der anderen.



In Abb. 10 sind die Veränderungen der Stickstoffformen beim Mais während der 10tägigen Blutung dargestellt. Der Blutungssaft wurde alle 12 Stunden analysiert, wobei eine auch unter Freilandverhältnissen gut beobachtbare periodische Veränderung festgestellt wurde. Aus dem Unterschied zwischen der am Tage und in der Nacht gemessenen Gesamtstickstoffkonzentration geht hervor, dass die Pflanze nachts mehr Stickstoff aufnimmt als am Tage. Dies ist wahrscheinlich die Folge des im Laufe der Phylogenese der Pflanze entstandenen Rhythmus. Diese periodischen Veränderungen werden durch den aus den Blättern kommenden Assimilatenstrom beeinflusst (16). Ebendeshalb besteht die Möglichkeit, dass bei anderen Pflanzen der Wert der Tagesperiodizitätsänderung ein anderer ist.

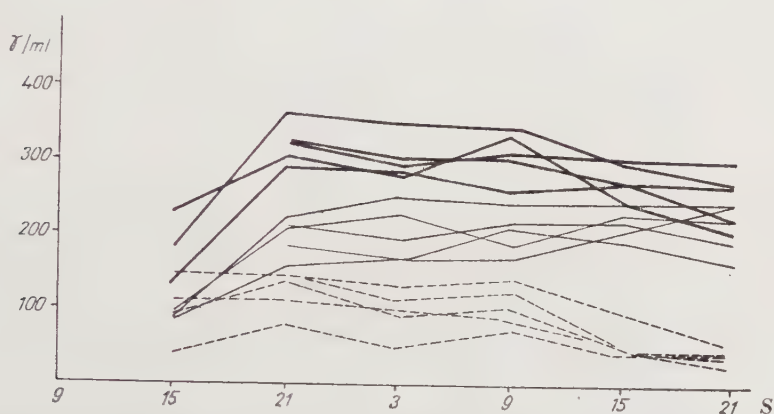


Abb. 9. Mais, Stickstoffformen im Alter vor 42 Tagen, in der Blütezeit. 6stündliche Analyse des Blutungssaftes während 36 Stunden. (Die 5 Linien bezeichnen jeweils die Konzentrationswerte der verschiedenen Gruppen.) - - - - anorganischer N, — — — organischer N, ——— Gesamt-N.

Am Mais kann beobachtet werden, dass sich je nach der Änderung zwischen Tag und Nacht auch das Verhältnis zwischen organischem und anorganischem Stickstoff ändert, da sich nach dem zweiten Tage in dem am Tage gebluteten Saft kein Nitratstickstoff mehr nachweisen liess, während sich dieser nachts um einen Wert von 60  $\gamma/\text{ml}$  bewegte.

Die Richtigkeit dieser Angaben wird durch die Feststellung ПОТАПОВС (14) über die Tagesperiodizität der Mineralstoffernährung unterstützt, in der er darauf hinweist, dass sich beim Mais die Aufnahme der Mineralstoffe und die Atmungsintensität in den Nachtstunden erhöhen und am Tage erniedrigen.

*Untersuchung der organischen Stickstoffformen.* Im Blutungssaft des Mais wurden schon im Jahre 1953 qualitative Bestimmungen von Aminosäuren und quantitative von Amid- und basischem Stickstoff durchgeführt. Es gelang fünf Aminosäuren zu identifizieren, nämlich Arginin, Glutaminsäure, Alanin, Valin und Leuzin, während der Nachweis von Eiweiss und Peptid ein negati-

ves Ergebnis zeitigte (3). Im Jahre 1954 wurden die Untersuchungen durch quantitative Bestimmungen der Aminosäuren ergänzt, wobei auch angestrebt wurde, nach Konzentrierung und Hydrolyse des Saftes eventuell auch Peptide und Polypeptide nachzuweisen. Im eingedichteten Blutungssaft konnte ausser

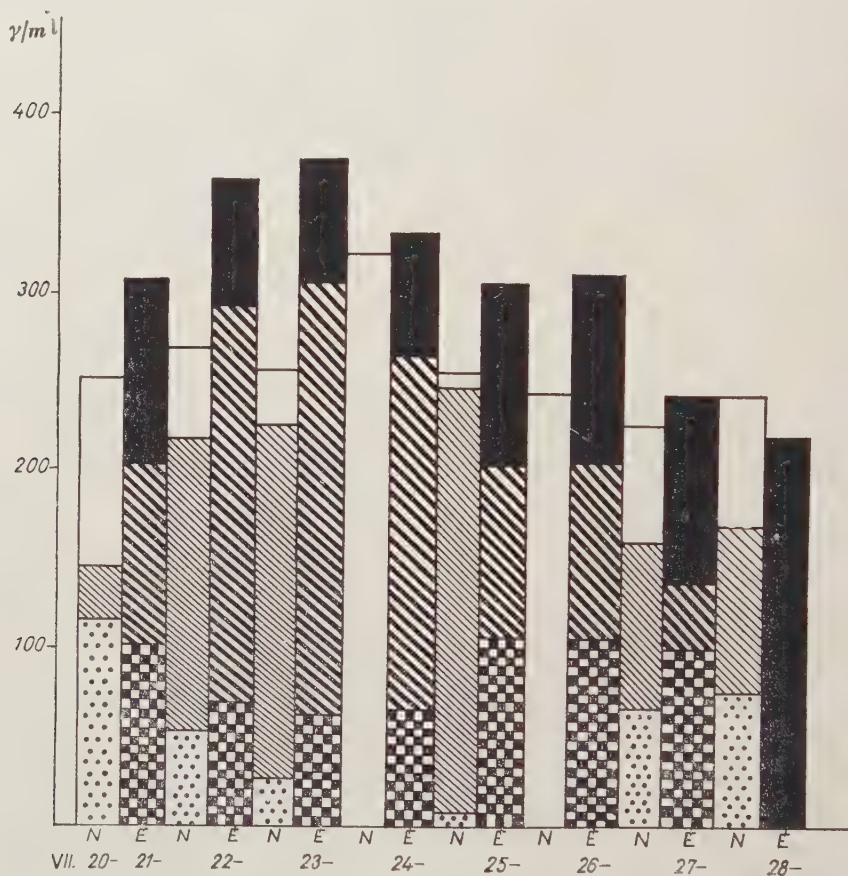


Abb. 10. Mais, Stickstoffformen im Alter von 42 Tagen, in der Blütezeit. (Bei dem am 23. VII., 25. VII. am Tage und am 28. VII. nachts gesammelten Saft konnten mangels der Bestimmung des Ammoniakstickstoffs die Stickstofffraktionen nicht gesondert aufgetragen werden. In Ermangelung der vollständigen Analyse wurden die Resultate der letzten zwei Tage nicht angegeben)

den oben aufgezählten Aminosäuren noch Asparaginsäure, Asparagin und zeitweise auch Histidin, Lysin und Tyrosin nachgewiesen werden. Nach der Hydrolyse erschien auch das Glyzin, und die Farbe des Glutaminsäureflecks zeigte eine starke Vertiefung als Zeichen dafür, dass sich die Menge der Glutaminsäure vermehrt hatte. Diese Angaben werden auch durch das Versuchsergebnis von D. FEHÉR (mündliche Mitteilung) erhärtet, dem es gelang, in

dem ihm von uns überlassenen Blutungssaft das Glutathion als erstes Peptid nachzuweisen.

Die Asparaginsäure, Glutaminsäure, das Asparagin, Alanin, Arginin, Valin und Leuzin wurden quantitativ bestimmt. Während der ganzen Vegetationsperiode ist das Arginin die dominierende Aminosäure. Interessant ist hierbei, dass sich seine Konzentration (in Prozenten des Gesamtaminosäuregehaltes) selbst bei Berücksichtigung des Tages- und Nachtsaftes kaum ändert und zwischen 50 und 60% schwankt.

Für die Identifizierung der verbleibenden Stickstoffmenge sind weitere Untersuchungen notwendig. Dieser Wert ist in der vegetativen Phase verhältnismässig gering und beträgt annähernd 7% des Gesamtstickstoffs. In der generativen Phase hingegen erreicht er in den Nachtstunden manchmal 40%. Aus diesem plötzlichen Anstieg geht hervor, dass die starke Zunahme des organischen Stickstoffes nicht proportional der Zunahme der von uns identifizierten organischen Stickstoffverbindungen verläuft.

### Schlussfolgerungen

1. Die Dauer und Intensität der Blutung zeigen je nach den Pflanzenarten und den einzelnen Pflanzenindividuen grosse Unterschiede.
2. Die Menge des Blutungssaftes ändert sich mit dem Alter der Pflanze.
3. Beim Kürbis und beim Mais ändert sich sowohl in der vegetativen als auch in der generativen Phase die Konzentration des organischen und anorganischen Stickstoffs in den ersten 12 Stunden stark, u. zw. in entgegengesetzter Richtung; die Konzentration des anorganischen Stickstoffes nimmt ab, die des organischen Stickstoffes zu. Die anfängliche Zunahme des organischen Stickstoffes zeigt sich auch bei den in verschiedene Klassen eingereihten Pflanzen (Kürbis, Mais) und auch in den verschiedenen Entwicklungsphasen, was den Schluss zulässt, dass diese Erscheinung einen allgemeinen Charakter besitzt. Offen ist hierbei jedoch die Frage, ob sie an eine bestimmte Tageszeit oder an den Rhythmus des Innenlebens der Pflanze gebunden ist. Vielleicht wird sie durch die Tatsache des Abschneidens infolge der Schwächung der Substanzbindefähigkeit der Zellen hervorgerufen.
4. An dem 10 Tage blutenden Mais wurde — auch unter Freilandverhältnissen — eine deutliche Tagesperiodizität der Änderungen der Stickstoffformen festgestellt. Nachts war mehr Stickstoff im Blutungssaft der Pflanze enthalten als am Tage. Besonders interessant ist die periodische Änderung des Nitratgehaltes, was darauf hinweisen dürfte, dass die Wurzeltätigkeit noch lange Zeit nach dem Abschneiden aufrechterhalten bleibt.
5. Die bei der Analyse des Blutungssaftes noch nicht identifizierte Stickstoffmenge beträgt in der vegetativen Phase annähernd 7%. In der Blütezeit,



in den Nachtstunden, kann sich dieser Wert bis auf 40% erhöhen. Gleichzeitig steigt jedoch die Menge der von uns nachgewiesenen organischen Stickstoffverbindungen nicht proportional dazu an. Es ist wahrscheinlich, dass bei eingehenderen Untersuchungen noch eine oder mehrere andere Stickstoffverbindungen in grösserer Menge erscheinen werden.

## LITERATUR

1. Белозерский, А. Н. - Проскуряков, Н. И.: 1951. Практическое руководство по биохимии растений. Москва.
2. Быков, И. М.: 1929. О минеральных соединениях азота в пасоке. Изв. Биол. Научно-исследоват. Ин-та при Пермском Университете, **6**, 277.
3. CSEH, E.: 1953. Nitrogén formák a kultúrnövények könnyezési nedvében. (Stickstoffformen im Blutungssaft der Kulturpflanzen.) Vortrag gehalten in der Ungar. Akademie der Wissenschaften.
4. FISCHER, F. G. - DÖRFEL, H.: 1953. Zur quantitativen Auswertung der Papierchromatogramme von Eiweiss-Hydrolisaten. Biochem. Zeitschrift, **324**, S. 544-566.
5. HÄNNI, H.: 1951. Kolorimetrische Bestimmung kleiner Mengen von Nitrit und Nitrat in eiweisshaltigen Stoffen. Mikrochemie, **36-37**, S. 912-915.
6. HEYL, J. G.: 1933. Der Einfluss von Aussenfaktoren auf das Bluten der Pflanzen. Planta, **20**, S. 294-353.
7. HOFMEISTER, W.: 1862. Über Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit von Säften lebender Pflanzen. Flora, **20**, SS. 97-108, 113-120, 138-152, 170-175.
8. JENDRASSIK, L.: Mündliche Mitteilung.
9. LANGE, B.: 1941. Kolorimetrische Analyse. Berlin, 1.
10. LAINE, T.: 1934. On the Absorption of Electrolytes by Cut Root of Plants and the Chemistry of Plant Exudation Sap. Acta Botanica Fennica, **16**, S. 1-64.
11. LOWRY, M. N. - HUGGINS, W. C. - FORREST, L. A.: 1936. The Effect of Soil Treatment on the Mineral Composition of Exuded Maize Sap at Different Stages of Development. Georgia Experiment Station Bull. **193**.
12. MILLER, E. C.: 1938. Plant Physiology. New York and London.
13. PIERRE, W. H. - POHLMANN, G. G.: 1933. Preliminary Studies of the Exuded Plant Sap and the Relation between the Composition of the Sap and the Soil Solution. Jour. of the American Soc. of Agr., **25**, S. 144-160.
14. Потапов, Н. Г. - Станков, Н. Т.: 1934. О суточной периодичности минерального питания. Докл. Акад. Наук, **2**.
15. Потапов, Н. Г. - Соловьева, О. - Иванченко, И. И.: 1936. К вопросу диагностирования минерального питания пшеницы. Тр. Ком. по Ирриг. Акад. Наук СССР, (8), 149.
16. Потапов, Н. Г.: 1940. Влияние светового режима на поступление минеральных веществ в растение. Вестник Агротехники, **2**, 71-97.
17. ПОТАПОВ, N. G.: 1952. A gyökér szerepe a növények életében. (Die Rolle der Wurzel im Leben der Pflanze. Nur ungar.) Vortrag im Ungar. Biologenverein.
18. ПОТАПОВ, N. G. - CSEH, E.: 1954. A tök és kukorica nitrogén táplálkozásának tanulmányozása a könnyezési nedv alapján. (Die Untersuchung der Stickstoffernährung des Kürbisses und Maises auf Grund des Blutungssaftes. Nur ungar.) Annal. Biol. Univ. Hung. **2**, S. 37-40.
19. RUTTER, L.: 1948. A Modified Technique in Filter Paper Chromatography. Nature, **161**, S. 435-436.
20. SCHULEK, E. - FÓTY, GY.: 1949. Igen kis mennyiségű nitrogén meghatározása szerves vegyületekben a Kjeldahl-féle elv alapján. (Die Bestimmung sehr kleiner Stickstoffmengen in organischen Verbindungen auf Grund des Kjeldahl-Prinzips. Nur ungar.) Magy. Kém. Lapja, **7**, 1-4.
21. SPEIDEL, B.: 1923. Untersuchungen zur Physiologie des Blutens bei höheren Pflanzen. Planta, **30**, S. 67-112.
22. Сабинин, Д. А.: 1928. Принципы и методика изучения минерального состава пасоки. Бюлл. отд. Земл. Гос. ин-та опытно-агрономии, **15**.
23. Сабинин, Д. А.: 1940. Минеральное питание растений. Москва.

24. Сабинин, Д. А. : 1949. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. Акад. Наук СССР, Тимирязевские чтения, **9**.
25. Трубецкова, О. М. : 1927. Влияние концентрации наружного раствора на поступление минеральных веществ в растениях. Изв. Биол. Научно-исследов. Ин-та при Пермском Университете, **5**.
26. Трубецкова, О. М. - Шидловская, И. Л. : 1951. Изучение суточной периодичности корневой системы. Акад. Наук СССР, Труды Ин-та Физиол. Раст., **7**.
27. WIELER, A. : 1892. Das Bluten der Pflanzen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, **6**, S. 1 - 211.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПЛАЧА И ПРЕВРАЩЕНИЕ АЗОТА В КОРНЕВОЙ СИСТЕМЕ

Н. Г. ПОТАПОВ, Э. ЧЕХ

### Резюме

Авторы пользовались методом свора пасоки для подробного анализа функций корневой системы. Подопытными растениями были тыква, кукуруза, подсолнечник и картофель. Авторы собирали данные относительно продолжительности плача, его интенсивности и изменений по возрасту. Они исследовали далее действие продолжительности плача на концентрацию неорганического, органического и общего азота. Было установлено, что у тыквы и кукурузы в вегетативной и генеративной фазах концентрация неорганического и органического азота изменяется в течение первых 12 часов, а именно в противоположном направлении. Концентрация органического азота повышается, а неорганического азота сокращается.

У кукурузы, в случае подневного плача наблюдалась определенная суточная периодичность. В течение 7 дней после начала срезания количество азота было больше ночью чем днем.

В целях лучшего ознакомления с преобразовательной деятельностью корня авторы определили в пасоке, количество обнаруженных ими азотных соединений (нитратный азот, аммонийный азот, амидный азот, аминный азот, основной азот и общий азот) в вегетативной и генеративной фазах. Из числа аминокислот авторам удалось выявить и идентифицировать главным образом аспарагиновую кислоту, аргинин, глютаминовую кислоту, аспарагин, аланин, валин, лейцин, иногда лизин, гистидин и тирозин. После гидролиза появился также глицин, и окраска пятна глютаминовой кислоты сильно потемнела.

В вегетативной фазе количество все еще не идентифицированного азота приблизительно 7%, а в генеративной фазе оно достигает ночью 40%.





# PHYSIOLOGISCHE UNTERSCHIEDE ZWISCHEN DEN WURZELN VON LEGUMINOSEN UND NICHTLEGUMINOSEN

Von

N. G. ПОТАПОВ und MÁRTA DÉVAY

*Pflanzenphysiologisches Institut der Loránd-Eötvös-Universität, Budapest*

(Eingegangen am 1. IV. 1955)

## Einleitung

Obwohl die Wechselwirkung zwischen den Rhizobien und den Leguminosen recht eingehend untersucht worden ist, sind dennoch zahlreiche Seiten dieser bemerkenswerten Erscheinung noch ungeklärt. Das Ziel der vorliegenden Arbeit bildet die Untersuchung der Frage, auf welche physiologischen Eigenschaften des Wurzelsystems die Entstehung dieser Symbiose zurückzuführen ist. Was setzt die Pflanze imstande, mit den stickstofffixierenden Bakterien zusammenzuarbeiten, bzw. wie vermögen solche Bakterien überhaupt die Wurzeln zu infizieren? Worin unterscheiden sich diese Pflanzen von den übrigen, was ist der die Infektion durch die Bakterien regelnde, sog. Innenfaktor?

Eine Antwort auf diese Fragen wurde so zu erhalten versucht, dass der Stoffwechsel der Wurzeln von Leguminosen und Nichtleguminosen miteinander verglichen wurde.

Die Grundlage dieser Untersuchungen bildete die Annahme, dass bei der Ausbildung von Stoffwechselunterschieden zwischen den Leguminosen und Nichtleguminosen wohl die Eiweisse eine massgebliche Rolle spielen. Die ersten Untersuchungen wurden deswegen auf die Ermittlung bloss solcher Angaben beschränkt, die den Charakter der Eiweisse der Wurzelgewebe nur summarisch widerspiegeln. Ein solcher summarischer Kennwert ist der isoelektrische Punkt (IEP) der Gewebe, der bezüglich der tierischen Gewebe von PISCHINGER (6) und bezüglich der pflanzlichen Gewebe von NAYLOR eingeführt wurde. Bei Berücksichtigung aller Einwände (2), die gegen die vitale Doppelfärbung erhoben wurden, bildete sich dennoch die Meinung heraus, dass eine solche Bestimmung des IEP, trotzdem sie keinen absoluten Charakter, sondern nur einen Vergleichswert besitzt, innerhalb gewisser Fehlergrenzen gut zur Kennzeichnung der Natur der Eiweisse verwendet werden kann, wenn sie streng unter gleichbleibenden Verhältnissen durchgeführt wird. Mit Hilfe dieser Methode lassen sich also die Unterschiede in der Eiweisszusammensetzung der Wurzelgewebe bei den Leguminosen und Nichtleguminosen bis zu einem gewissen Grade aufzeigen. Es unterliegt allerdings keinem Zweifel, dass in den Zellen

nicht bloss ein einziges Eiweiss, sondern eine ganze Gruppe von Eiweissen mit verschiedenen IEP vorkommt. Aus diesem Grunde wurde auch nicht der IEP, sondern die isoelektrische Zone bestimmt, die je nach der Vielfalt der Plasma-eiweisse von unterschiedlicher Ausdehnung ist. Der Begriff des IEP der Gewebe hat sich aber bereits so eingebürgert und wird so allgemein angewandt, dass dieser Ausdruck auch in der vorliegenden Arbeit benutzt werden soll.

## Methoden und Material

**Bestimmung des IEP:** Der IEP der Gewebe wurde durch vitale Doppelfärbung bestimmt. Die mit einem Rasiermesser angefertigten Schnitte, die aus dem mittleren Drittel der mit Wurzelhaaren bestehenden Zone (Querschnitt) bzw. aus der Wurzelspitze (Längsschnitt) stammten, wurden zuerst in 0,1%iger Eosin- und dann in 0,01%iger Methylenblaulösung je 10 Minuten gefärbt. Danach wurden die Schnitte 2 bis 3 Minuten in dest. Wasser stehen gelassen. Von hier wurden die ungefähr gleichförmig dicken Schnitte, deren Verfärbung gleichfalls verhältnismässig gleichmässig war, in Pufferlösungen von verschiedenem pH-Wert gebracht. Die Kontrolle der vitalen Natur der Färbung erfolgte durch Plasmolyse in  $M KNO_3$ . Nach 2- bis 3stündigem Stehen wurden die Schnitte aus der Pufferlösung herausgenommen und in einem Tropfen der gleichen Pufferlösung bei geringer Vergrösserung untersucht. Die einzelnen Gewebe halten bei einem pH-Wert, der unter ihrem IEP liegt, das Eosin adsorbiert, während bei einem höheren pH-Wert das Methylenblau adsorbiert ist. Der IEP liegt beim Übergang von Rot zu Blau. Es wurden fallweise je 18 Pflanzen in zumindest drei Parallelversuchen untersucht, wobei der mögliche Fehler (auf die Serienbestimmungen bezogen)  $\pm 0,2$  pH betrug. In den Abbildungen wird stets die mittlere isoelektrische Zone ( $IEP_M$ ) angegeben. Die benutzte Pufferlösung bestand aus einem  $Mc ILVA$ nschen Phosphat-Zitronensäure-Gemisch von einem pH-Wert 2,2 bis 8,0, bei jeweils 0,2 Erhöhung. Der pH-Wert der Pufferlösungen wurde mit einem elektrischen pH-Messer kontrolliert.

**Untersuchung der freien Aminosäuren:** Die Extraktion der freien Aminosäuren erfolgte mit 96%igem Alkohol. Zu ihrer Trennung wurde die zweidimensionale, aufsteigende Papierchromatographie angewandt (Papier: MACHÉREY-NÄGELI 619/H). Die verwendeten Solvenzien waren: Phenol: Wasser: n-Butanol: Eisessig = 16:16:128:40 (für die I. Dim.) und bei der Temperatur der Chromatographie (22° C) mit Wasser gesättigtes Phenol (für die II. Dim.). Bei der Untersuchung von schwefelhaltigen Aminosäuren wurde die Stelle, wo der Tropfen auf das Papier gebracht wurde, mit 30%igem Wasserstoffperoxyd vorbehandelt. Die Identifizierung geschah auch durch Berechnung der  $R_f$ -Werte und durch Zumischung von reinen Aminosäuren zum Extrakt. Die Papierchromatogramme wurden mit 0,2% Azeton enthaltenden Ninhydrin bei 80° C entwickelt.

**Untersuchung der Stickstofffraktion:** Die Trennung des löslichen Stickstoffes vom Eiweissstickstoff erfolgte durch vorherige Ausfällung der Eiweisse mit Alkohol. Die Extrakte — bzw. bei Bestimmung des Gesamtstickstoffs der ganze Pflanzenteil — wurden mit cc.  $H_2SO_4$  ohne Katalysator zerstört, wonach das entstandene Ammoniak im SCHULEK'schen Mikrodestilliergefäss mit der Methode von SCHULEK (7) bestimmt wurde. Jeder Versuch wurde mit zumindest vier Wiederholungen ausgeführt und dabei fallweise der Durchschnitt von 40 bis 60 Pflanzen untersucht. Der mögliche Fehler betrug nicht mehr als  $\pm 5\%$ .

**Sterilkulturen:** Die Samen wurden 20 Minuten lang mit 1% Brom enthaltendem Wasser sterilisiert. Die Keimung erfolgte in Petrischalen, auf 1%igem Agar bei 22° C. Der zur Kultur der Wurzeln benutzte Nährboden war WITHEsche Mineralnährlösung, ergänzt mit Hefeextrakt, 0,2% Saccharose und 0,75% Agar-Agar.

**Versuchspflanzen:** Die zu den Versuchen benötigten Pflanzen — Bohnen («Perlbohne»), Erbsen («Express»), Sonnenblumen und Kürbisse («sitzender Spargelkürbis») — wurden in Petrischalen auf Filterpapier bei 22° C gezogen. Um ein gleichmässiges Keimen zu gewährleisten, wurden die Samenschalen entfernt. Bei Versuchen, die mehr als 10 Tage dauerten, wurden auch parallele Freilandversuche angesetzt.

Die hier beschriebenen Untersuchungen erfolgten in den Jahren 1952 und 1953.

## Versuchsergebnisse

Aus den Kurven in Abb. 1 ist gut ersichtlich, dass der IEP im Rindenteil der mit Wurzelhaaren bestandenen Zone bei den Nichtleguminosen als Funktion der Zeit ansteigt. Diese Veränderung ist in den ersten Tagen rascher als später (d. h. die Kurve ist anfangs steiler). Ganz anders ist hingegen die Veränderung, die in den Wurzelgeweben der Leguminosen eintritt. Der bei den Leguminosen

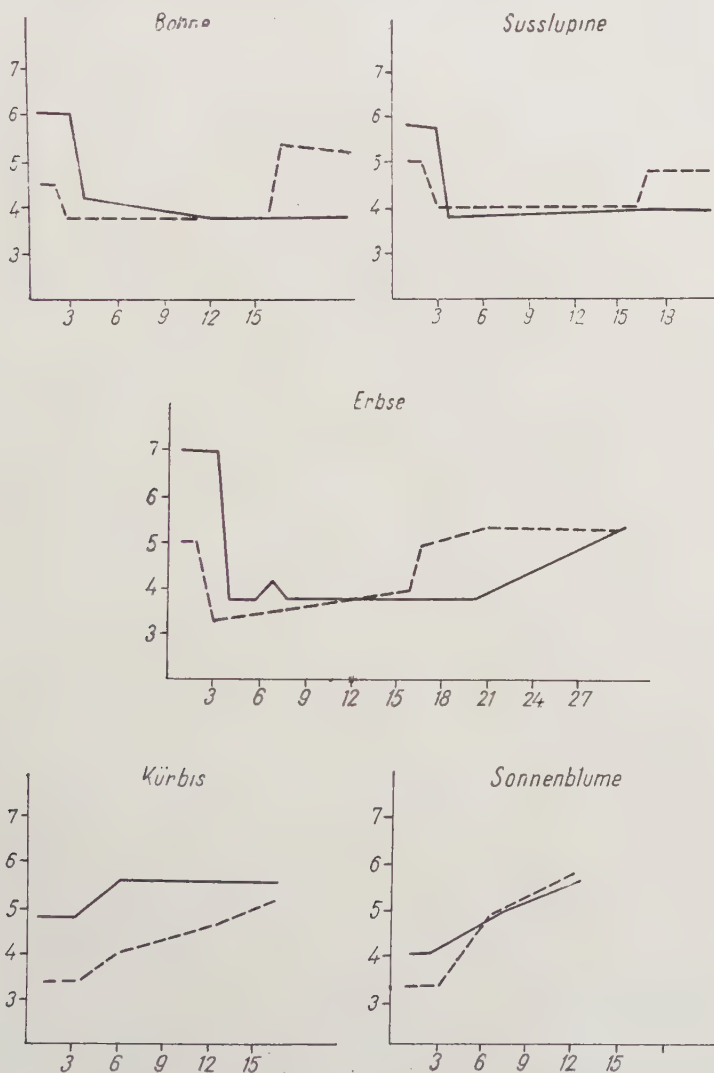


Abb. 1. Die Veränderungen der IEP<sub>M</sub> im Wurzelgewebe (differenzierte, mit Wurzelhaaren bestandene Zone). Abszisse: Alter der Pflanze in Tagen. Ordinate: IEP<sub>M</sub> pH. a) Bohnen, b) Süßlupine, c) Erbse, d) Kürbis, e) Sonnenblume. ——— primäre Rinde, - - - - Bast. (Die Untersuchungen wurden täglich durchgeführt)



in den ersten Tagen festgestellte IEP sinkt später in ausgeprägter Weise, was mit dem Zeitpunkt des Grünwerdens der ersten Laubblätter zusammenfällt.

Es ist interessant, dass die Veränderungen des IEP im Phloëm vor denen in der primären Rinde eintreten, ein Zeichen dafür, dass zwischen der Veränderung des IEP der Rinde und dem Spross wahrscheinlich ein enger Zusammenhang besteht. Bezüglich des IEP der übrigen Gewebe konnte kein wesentlicher Unterschied zwischen den Leguminosen und den Nichtleguminosen gefunden werden.

Im weiteren wurden folgende zwei Fragen untersucht: 1. Besteht die Ursache für das in der primären Rinde der Leguminosen feststellbare Sinken des IEP in einer Veränderung der bereits vorhandenen Eiweisse oder synthetisieren sich neue Eiweisse eines anderen Typs im Laufe der Zellteilung und der Zellstreckung? 2. Ist das plötzliche Sinken des IEP in der Rinde eine Wirkung des Sprosses oder ist es durch den eigenen Rhythmus der Wurzel bedingt?

Im Zusammenhang mit der ersten Frage wurde die Veränderung des IEP der Wurzelspitze im Laufe der Keimung untersucht. In der Wurzelspitze lässt sich am zweiten Tage der Keimung gleichfalls ein Sinken des IEP beobachten, das auch bei den Nichtleguminosen, jedoch in weit kleinerem Ausmass vorhanden ist. Sehr interessant ist die isoelektrische Zone während des Sinkens (Tabelle I). Beim Sinken des IEP erweitert sich nämlich plötzlich die isoelektrische Zone, was die Synthese von Eiweissen eines neuen Typs beweist.

**Tabelle I**

Die Veränderungen der isoelektrischen Zone in der Wurzelspitze während des Keimens

Alter der Pflanze in Stunden	Bohne	Erbse	Sonnenblume	Kürbis
24.....	3,4—3,6	3,2—3,4	2,6—2,8	2,2—2,4
36.....	3,4—3,6	3,2—3,4	2,4—2,6	2,2—2,4
48.....	1,8—3,4	2,0—3,0	2,2—2,4	2,0—2,4
72.....	1,8—2,0	2,2—2,4	2,2—2,4	1,8—2,2
96.....	1,8—2,0	2,0—2,2	2,2—2,4	1,8—2,2
144.....	2,6—2,8	2,8—3,0	2,2—2,4	2,2—2,6

Um festzustellen, ob das plötzliche Sinken des IEP der Rinde auf eine Wirkung der höheren Organe oder auf den eigenen Rhythmus der Rinde zurückzuführen ist, wurde untersucht, wie das Entfernen des Stengels bzw. des Sprosses die Änderung des IEP beeinflusst. Die hierbei ermittelten Ergebnisse sind in Tabelle II zusammengestellt.

Die Änderung des IEP hängt mit dem Spross zusammen, wobei sogar ein gewisser Zusammenhang mit dessen Entwicklungsgrad wahrscheinlich

Tabelle II

Die Veränderungen der  $IEP_M$  bei der Bohne nach Entfernung verschiedener Organe

Lfd. Nr.	Entferntes Organ	Zeitpunkt der Entfernung	Kulturmethode	$IEP_M$
1	—	Nach der Quellung	Licht	4,2
2	—	Nach der Quellung	Dunkel	4,2
3	Spross .....	im Alter von 2 Tagen	Licht	5,2
4	Spross .....	im Alter von 4 Tagen	Dunkel	5,2
5	Spross .....	im Alter von 2 Tagen	Licht	5,0
6	Spross .....	im Alter von 2 Tagen	Licht	4,2
7	Keimblatt .....	im Alter von 4 Tagen	Licht	4,1
8	Spross + Keimblatt .....	—	Licht	5,8
9	Spross + Keimblatt .....	—	Licht	4,1

Die Variationen Nr. 1—7 bildeten sich in Leitungswasser, Nr. 7—9 in Sterilkulturen aus.  
Die Aufarbeitung erfolgte am 5. Tage nach der Entfernung des Organs.

ist, da die Entfernung des Sprosses nach einem gewissen Alter wirkungslos bleibt. Die Gegenwart des oberen Sprosstteils kann weder durch Zucker noch durch Hefeextrakt ersetzt werden.

Auf Grund dieser Ergebnisse lässt sich also feststellen, dass in der Eiweisszusammensetzung der Leguminosen und Nichtleguminosen zur Zeit des Grünwerdens der ersten Laubblätter wesentliche Unterschiede eintreten. Im weiteren wurde die Änderung der freien Aminosäuren der Wurzel im Laufe der Keimung untersucht, um auch noch andere Unterschiede zwischen den Leguminosen und Nichtleguminosen festzustellen.

Mit Hilfe der papierchromatographischen Methode gelang es, neben der Gegenwart von nicht identifizierbaren Verbindungen zahlreiche freie Aminosäuren nachzuweisen (Tabelle III). Bei den Leguminosen wurden — wie dies ja zu erwarten war (1) — viel mehr verschiedene freie Aminosäuren festgestellt als bei den Nichtleguminosen. Die Identifizierung der unbekannten Flecke bildete jedoch ein noch zu lösendes Problem. Die Farbe des C-Fleckes war bei Behandlung mit Ninhydrin ein charakteristisches Violett, das bei der Bohne erst im mehrere Tage alten Keim erschien. Es ist möglich, dass es sich hier um Pipekollsäure oder um eines ihrer Derivate handelt. Diese Annahme wird auch durch das Untersuchungsergebnis von MORRISON bekräftigt (4).

Ein deutlicher Zusammenhang zeigt sich auch zwischen dem Wert des  $IEP$  und der qualitativen Verteilung der freien Aminosäuren. Bei einem hohen Wert des  $IEP$  findet sich nämlich unter den Aminosäuren immer der C-Fleck sowie die aus dem Zystin und Zystein stammende Zysteinsäure.





Beim Kürbis und der Sonnenblume konnten ebenfalls 10 bis 12 Flecke gefunden werden, die ninhydrinpositiv waren. Es ist wahrscheinlich, dass man es hier mit irgendwelchen Verbindungen vom Peptidtyp zu tun hat. Bei den

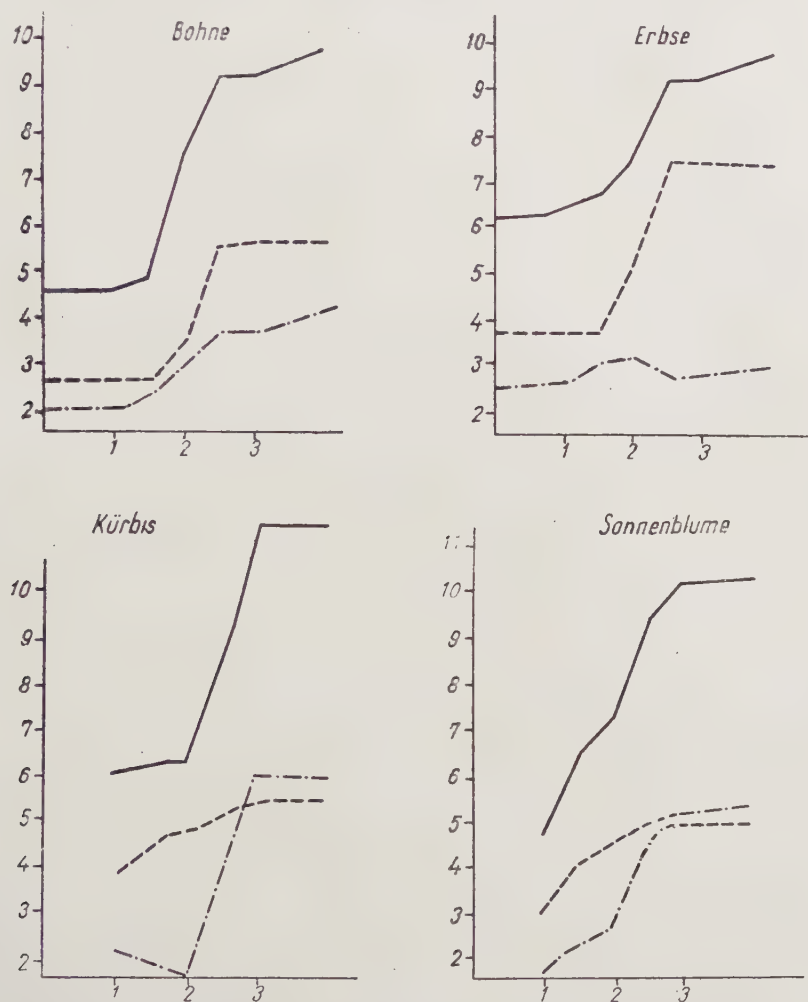


Abb. 2. Die Veränderungen des Gesamtstickstoffs, des Eiweissstickstoffs und des löslichen Stickstoffs in den ersten 5 mm der Wurzel (Spitze). Abszisse: Alter der Pflanze in Tagen. Ordinate: mg N/g frisches Gewicht. a) Bohnen, b) Erbse, c) Kürbis, d) Sonnenblume. — Gesamtstickstoff, --- Eiweissstickstoff, -.-.- löslicher Stickstoff. (Die Untersuchungen wurden 12stündlich durchgeführt.)

Leguminosen trat bei ähnlicher Behandlung keine Veränderung des Chromatogrammes ein.

Da sich in der qualitativen Zusammensetzung der freien Aminosäuren auf diese Weise ein wesentlicher Unterschied ergeben hatte, war es zu erwarten,

dass man auch im Verhältnis der einzelnen Stickstofffraktionen einen Unterschied zwischen den Leguminosen und Nichtleguminosen finden werde. Aus diesem Grunde wurden die Veränderungen des Gesamtstickstoffs, des Eiweissstickstoffs und des löslichen Stickstoffs in der mit Wurzelhaaren bestandenen Zone bzw. in der Wurzelspitze während des Keimens untersucht (Abb. 2 und 3).

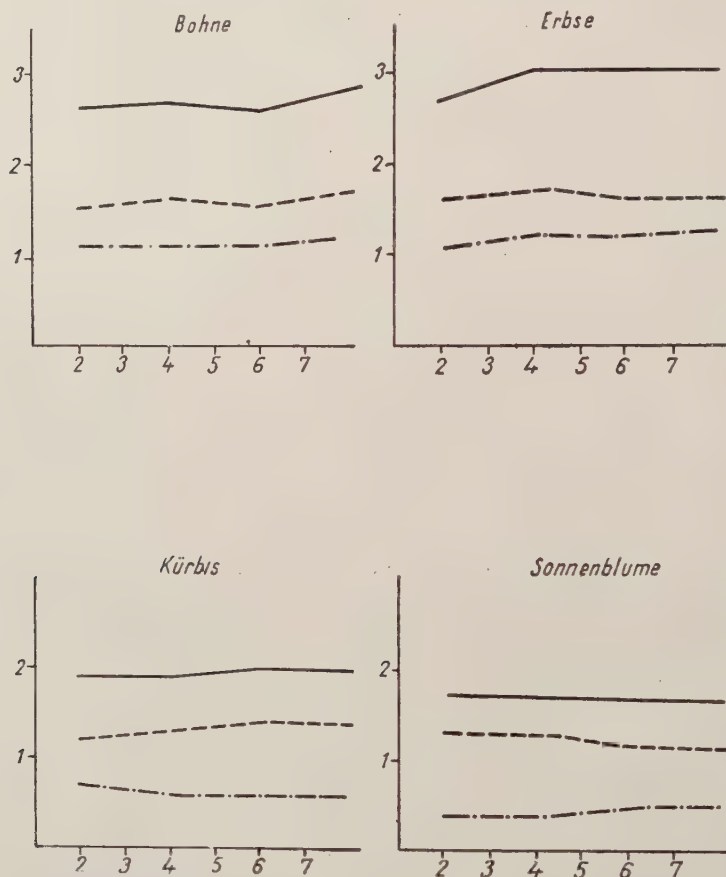


Abb. 3. Die Veränderungen des Gesamtstickstoffs, des löslichen Stickstoffs und des Eiweissstickstoffs in der mit wurzelhaaren bestandenen Zone. Abszisse: Alter der Pflanze in Tagen. Ordinate mg N/g frisches Gewicht. a) Bohnen, b) Erbse, c) Kürbis, d) Sonnenblume. — Gesamtstickstoff, — — — Eiweissstickstoff, — · — · löslicher Stickstoff. (Die Untersuchungen wurden täglich durchgeführt.)

Aus den Abbildungen geht hervor, dass zwischen den Leguminosen und Nichtleguminosen im Gesamtstickstoffgehalt, insbesondere aber im Verhältnis des löslichen Stickstoffes und des Eiweissstickstoffes Unterschiede bestehen, was es als wahrscheinlich erscheinen lässt, dass die mit den Papierchromatogrammen nachweisbaren Unterschiede nicht nur qualitativer Natur sind.

Im allgemeinen ist zu beobachten, dass der Gesamtstickstoffgehalt der mit Wurzelhaaren bestandenen Zone in den Wurzeln der Leguminosen — wie dies zu erwarten war — um etwa 30% höher ist als der Gesamtstickstoffgehalt der Wurzeln der Nichtleguminosen. Die Menge an löslichem Stickstoff ist in den Wurzeln der Nichtleguminosen wesentlich niedriger, während die Eiweissstickstoffkonzentration in beiden Pflanzengruppen nahezu gleich ist. Die Ursache für den Unterschied im Gesamtstickstoffgehalt dürfte im Unterschied der löslichen Stickstoffmenge zu suchen sein.

Auch in der Wurzelspitze zeigt sich ein Unterschied im Verhältnis des löslichen und des Eiweissstickstoffes. Bei den Leguminosen bleibt die Menge des Eiweissstickstoffes unter der des löslichen Stickstoffes.

### Besprechung der Ergebnisse

Auf Grund der bisherigen Angaben zeigt sich ein Unterschied zwischen den Leguminosen und Nichtleguminosen im IEP sowie im Verhältnis der freien Aminosäuren und der einzelnen Stickstofffraktionen. Zweifellos ist von diesen Unterschieden der Ablauf der IEP-Kurve und das nur bei den Leguminosen auftretende plötzliche Absinken des IEP, das eng mit der Entwicklungsstufe des Sprosses zusammenhängt, am interessantesten. Die Änderung des IEP kann nicht ausschliesslich durch das Lebensalter bedingt sein, weil sie bei Entfernung des Sprosses nicht beobachtet werden konnte. Diese Verminderung des Wertes des IEP ist zweifellos für die Leguminosen charakteristisch und hängt wahrscheinlich mit ihrer Eigenschaft zusammen, dass die stickstofffixierenden Bakterien imstande sind, ihre Wurzeln zu infizieren. Diese Annahme wird auch durch die von THORNTON (8) und VIRTANEN (9) erhaltenen Ergebnisse unterstützt. THORNTON nimmt als Zeitpunkt der Infektion das Erscheinen der ersten Laubblätter an, wodurch die Pflanze befähigt wird, einen bakterienaktivierenden Stoff zu erzeugen. Dies stimmt insofern gut mit unseren eigenen Angaben überein, als eine gewisse Entwicklungsstufe des Sprosses zur Senkung des IEP notwendig ist. Nach den Untersuchungen von VIRTANEN lässt sich zwar schon an den noch keimblattlosen Embryonen die Entwicklung von bakterienhaltigen Knollen beobachten, doch kann keine Fixierung von Stickstoff festgestellt werden. Laut unserer Beobachtungen übt die Entfernung der Keimblätter keinen Einfluss auf das Sinken des IEP aus. Hieraus wird man den indirekten Schluss ziehen können, dass der niedrige Wert des IEP nicht so sehr mit der Fixierung des Stickstoffs als vielmehr mit der Infektion durch die Bakterien zusammenhängt.

Eine solche physiologische Wirkung des Sprosses kann nicht auf eine einfache Assimilationstätigkeit zurückgeführt werden. Das Sinken des IEP tritt bei Vorhandensein des Sprosses auch dann ein, wenn die Möglichkeit der Photosynthese ausgeschlossen wird. Zu klären ist noch, worin die physiologische



Wirkung des Sprosses besteht. Wahrscheinlich ist, dass seine Gegenwart nach der Ausübung der Wirkung nicht weiter notwendig ist. Wie auch aus Tabelle II gut ersichtlich ist, ruft die Entfernung des Sprosses von der Eiweiss mit einem niedrigen IEP synthetisierenden Wurzel, wenn das Sinken des IEP-Wertes in der Wurzelspitze einmal erfolgt ist, keine neuerliche Erhöhung des IEP hervor.

Die unmittelbare Ursache für das Sinken des IEP dürfte wohl eine Veränderung der Eiweisszusammensetzung sein. Es ist unwahrscheinlich, dass sich die bereits vorhandenen Eiweisse ändern, vielmehr ist anzunehmen, dass sich im Laufe der Zellteilung und der Zellstreckung neue Eiweisse mit niedrigem IEP synthetisieren.

Ein zweiter nachweisbarer Unterschied besteht in der qualitativen Zusammensetzung der freien Aminosäuren. Es lässt sich nur schwer entscheiden, ob die sich im Stickstoff-Stoffwechsel zeigenden Unterschiede Ergebnisse der unterschiedlichen Speicherungsformen sind oder nicht. Es darf wohl angenommen werden, dass die vielen freien Aminosäuren in den eher Eiweissstoffe speichernden Samen der Leguminosen und infolgedessen in ihren Keimen eben als Folge der Speicherungsform erscheinen. Auf diese Weise steht der Unterschied im Stickstoff-Stoffwechsel in keinem Zusammenhang mit der Infektion durch Rhizobien. Wenn dies nämlich der Fall wäre, so hätte man diese Erscheinung (zahlreiche freie Aminosäuren, Sinken des IEP usw.) auch bei der Sonnenblume beobachten müssen, bei der der Eiweissgehalt der Samen ungefähr dem der Leguminosen gleich ist. Es ist also wahrscheinlicher, dass die Unterschiede im Stickstoff-Stoffwechsel mit der Fähigkeit zur Ausbildung der Symbiose in Verbindung stehen. Diese Annahme bedarf aber noch weiterer Untersuchungen.

Natürlich lokalisieren sich die auftretenden Unterschiede nicht nur auf den Stickstoff-Stoffwechsel, sondern erstrecken sich auch auf andere Prozesse. Es wird wohl erst nach weiteren Untersuchungen möglich sein festzustellen, welche Stoffwechselprozesse die Entwicklung der Rhizobien in den Geweben der Pflanzen sicherstellen, und eine Antwort auf die Frage zu erhalten, ob es überhaupt möglich ist, an den Wurzeln von Nichtleguminosen die Entstehung von Knollen hervorzurufen, die stickstofffixierende Mikroorganismen enthalten.

#### LITERATUR

1. HUNT, G. E.: 1951. A Comparative Chromatographic of Amino Acids in five Species of Legumes Roots and Nodules. *Amer. J. Bot.*, **38**, S. 452–460.
2. LEVINE, N. D.: 1940. The Determination of Apparent Isoelectric Points of Cell Structures by Staining at Controlled Reactions. *Stain Technol.*, **15**, S. 91–137.
3. FEDOROW, M. W.: 1951. *Mikrobiológia*. (Übers. aus d. Russ. ins Ungar.) Mezőgazdasági Kiadó Budapest.
4. MORRISON, R. J.: 1953. The Isolation of 1-Pipecolic Acid from *Trifolium pratense*. *Biochem. J.*, **53**, S. 474–478.
5. NAYLOR, E. E.: 1926. The Hydrogen Ion Concentration and the Staining of Sections of Plant Tissues. *Amer. J. Bot.*, **13**, S. 265–297.
6. PISCHINGER, A.: 1926. Die Lage des isoelektrischen Punktes histologischer Elemente als Ursache ihrer verschiedenen Färbbarkeit. *Z. f. Zellf. u. Mikrosk. Anat.*, **3**, S. 169–197.

7. SCHULEK, E. und FOTI, Gy. : 1949. Igen kismennyiségű nitrogén meghatározása szerves vegyületekben a Kjeldahl-féle elv alapján. (Die Bestimmung sehr kleiner Stickstoffmengen in organischen Verbindungen auf Grund des Kjeldahlschen Prinzips. Ungar. mit deutscher Zusammenfassung.) Magyar Kémikusok Lapja, **7**, S. 1—4.
8. THORNTON, H. G. : 1952. A Discussion on Symbiosis in Volving Micro-organisms. Proc. Roy. Soc., **139**. S. 170—207.
9. VIRTANEN, A. I. und RAUTANEN, N. : 1951. Nitrogen Assimilation. In : Summer, J. B., Myrback, K., The Enzymes. New-York. Acad. Press. chap., **76**, S. 1089—1130.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗНИЦЫ МЕЖДУ КОРНЯМИ БОБОВЫХ И НЕБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Н. Г. ПОТАПОВ — М. ДЕВАИ

### Резюме

Авторы проводили сравнительные исследования относительно азотного обмена корней проростков бобовых и небобовых растений в первые 10 дней развития.

Было установлено, что в зоне корневых волосков бобовых растений, в противоположность небобовым, изоэлектрическая точка (ИЕТ) первичной коры сильно смещается в направлении к кислому рН. Этот сдвиг величины изоэлектрической точки тесно связан с присутствием надземных органов, т. е. со степенью их развития. Сдвиг величины изоэлектрической точки наблюдается также в верхушке корня, где этот сдвиг гораздо более выражен у бобовых, чем у небобовых растений.

Между бобовыми и небобовыми растениями проявляется разница также в составе свободных аминокислот и в соотношении отдельных форм азота (растворимый азот, белковый азот).

Наблюдаемые в обмене азота различия не являются следствием возрастных изменений и различных способов накопления, а по всей вероятности связаны с образованием симбиоза.





# PHOSPHORFORMEN IM BLUTUNGSSAFT DER KULTURPFLANZEN

Von

N. G. POTAPOV und ILDIKÓ MOLNÁR-KERESZTES

*Pflanzenphysiologisches Institut der Loránd-Eötvös-Universität, Budapest*

(Eingegangen am 30. III. 1955)

## Einleitung

Die Frage des Phosphorstoffwechsels der Pflanzen steht erst seit jüngerer Zeit im Mittelpunkt des Interesses und ihre eingehendere Untersuchung befindet sich daher noch im Anfangsstadium. Der heutige Stand unserer zellphysiologischen und biochemischen Kenntnisse lässt die ungeheure Bedeutung des Phosphors für den pflanzlichen Organismus bereits klar zutage treten. Das von der Pflanze aufgenommene anorganische Phosphat, das schon allein eine wichtige Aufgabe erfüllt, wird zum grundlegenden Element der konstitutionellen Eiweisse des Zellkernes und des Plasmas, nimmt am Aufbau der Phosphatiden, Nukleinsäuren und verschiedener Phosphorsäureester teil und spielt so in der Verwirklichung der grundlegenden Funktionen des pflanzlichen Organismus eine entscheidende Rolle.

Es muss festgestellt werden, dass die in der Pflanze stattfindenden Phosphorumwandlungen erst mit Hilfe der modernsten und zeitgemässesten Methoden der jüngsten Jahre (Phosphorisotope, Papierchromatographie) erforscht werden konnten (15). Vor der Einführung dieser Methoden hatten die Untersuchungen über die Phosphorennährung der Pflanze einen ganz anderen Charakter (26).

Laut der zeitgemässen Auffassung über die Nahrungsaufnahme der Pflanzen nimmt die Pflanze die Nährstoffe in der Weise auf, dass diese mit dem Protoplasma der absorbierenden Zellen in Wechselwirkung treten (26). Die Rolle der Wurzel in der Nährstoffaufnahme ist also keineswegs so passiv, wie es früher angenommen wurde. Zahlreiche Versuchsangaben liefern heute bereits unanfechtbare Beweise für die aktive Stoffumwandlungstätigkeit der Wurzel. So verallgemeinert z. B. SABININ die Feststellung, dass sich das Nikotin im Wurzelsystem synthetisiert, in folgender Formulierung: «In der Wurzel geht eine auf artspezifische Weise erfolgende Umwandlung der von der Wurzel absorbierten anorganische Stickstoffverbindungen zu organischen Verbindungen vor sich, die nicht selten über eine hohe physiologische Aktivität verfügen» (34). Gleichfalls von grosser Bedeutung sind die diesbezüglichen Feststellun-

gen von DE ROPP, der experimentell nachwies, dass die Wurzel physiologisch aktive Substanzen produziert (7, 8), die das Wachstum der oberirdischen Organe beeinflussen. Aus all dem folgt also, dass die sich mit Ernährungsfragen befassende vorliegende Arbeit nur dann zum Ziel führen wird, wenn sie diese Tatsache gebührend in Rechnung stellt (2, 9, 14, 35).

Es unterliegt keinem Zweifel, dass zur Ausarbeitung einer rationellen, einen je höheren Ernteertrag gewährleistenden Düngung der Pflanzen ihr Stoffwechsel weitgehend bekannt zu sein hat. Um dies erreichen zu können, ist wiederum eine richtige Untersuchungsmethode notwendig, mit deren Hilfe der sich im Laufe der Entwicklung der Pflanze zeigende Nährstoffhaushalt kontrolliert werden kann. Da auch die aktive stoffumwandelnde Tätigkeit der Wurzel einen der entscheidenden Faktoren der Dynamik des Nährstoffhaushaltes der Pflanze darstellt, gewährt die von SABININ im Jahre 1928 veröffentlichte Blutungssaftanalyse eine gute Möglichkeit zur Lösung dieses Problems (32).

Obwohl die Erscheinung der Blutung selber seit fast einem Jahrhundert bekannt ist, wurde auf die Möglichkeit ihrer Benutzung als Kennwert für die Mineralstoffernährung der Pflanzen zuerst von SABININ hingewiesen. Die sich vor ihm mit dieser Frage beschäftigenden Forscher erörterten bloss den Mechanismus dieses Prozesses (12). Die Blutung, d. h. die in eine gewisse Richtung erfolgende Flüssigkeitsströmung im Wurzelsystem, wird durch die lokalen Abweichungen in der Intensität und Natur des Stoffwechsels der absorbierenden Zellen aufrechterhalten (33, 34).

SABININ unterstützte diese seine theoretisch gut fundierte Ansicht auch hinreichend durch eine ungefähr 25jährige gründliche und umsichtige experimentelle Arbeit. Seine Versuche bewiesen die Richtigkeit der Blutungssaftanalyse als Kennwert der Mineralnährstoff-Aufnahme und warfen auch ein neues Licht auf die aktive stoffumwandelnde Tätigkeit der Wurzel. So geht aus den Versuchsergebnissen von BIKOV (3) und später von POTAPOV (24) hervor, dass nur ein Teil des von der Wurzel aus ihrer äusseren Umgebung aufgenommenen anorganischen Stickstoffes unverändert im Blutungssaft enthalten ist. Ein grosser Teil der aufgenommenen Substanzen wird in den Wurzeln gebunden und in Form von anderen Verbindungen verbraucht. Es folgt logisch hieraus, dass neben einer Anreicherung der Wurzelzellen an Stickstoff auch Desorption der Stickstoffverbindungen gegen die Gefässe zu vor sich geht, was auch durch den organischen Stickstoffgehalt des Blutungssaftes bewiesen wird (34). Obwohl über die Bindung der Stoffe durch das Wurzelsystem sowie über ihre Desorption in den Blutungssaft interessante Angaben von TRUBECKOVA und BOJTENKO zur Verfügung stehen (38, 39), ist es heute noch nicht möglich, diesbezüglich quantitative Gesetzmässigkeiten festzustellen, wenn man den intensiven Einfluss der Umwelt auf die Blutung berücksichtigt (16, 34).

Die Richtigkeit der Analyse des Blutungssaftes als Untersuchungsmethode für die mineralische Ernährung der Pflanzen wurde nach SABININ auch von mehreren westlichen Forschern anerkannt (17). PIERRE und POHLMAN untersuchten die Wirkung verschiedener Bodenaziditätsgrade auf den pH-Wert des Blutungssaftes von Mais, Sudangras und Mohrenhirse sowie die Konzentration verschiedener anorganischer Elemente im Blutungssaft (22). Eine andere Arbeit dieser Verfasser beschäftigt sich mit der Phosphornährung im Falle verschiedenartiger Phosphordüngung auf unterschiedlichen Bodentypen (23). Erwähnung verdienen auch die Arbeiten von PEVNEV, der gleichfalls die Methode der Blutungssaftanalyse zur Lösung der Frage heranzog, warum sich bei Melonen bei Anwendung von Kunstdünger eine depressive Wirkung auf den Böden der trockenen Zonen zeigt, und der auch die Ursache für die Abnahme des Zuckergehaltes bei Anwendung von kombinierten Kunstdüngern und die der Erhöhung des Zuckergehaltes bei Heranziehung von Superphosphat klarlegte (21).

Bei Zusammenfassung und beim Vergleich dieser Angaben gelangten auch wir zu der Schlussfolgerung, dass man bei der Untersuchung der Phosphornährung der verschiedenen Kulturpflanzen dann am richtigsten vorgehen wird, wenn man die von SABININ eingeführte Methode der Blutungssaftanalyse anwendet.

### Material und Methode

Unsere experimentellen Arbeiten wurden in den Jahren 1953 und 1954 einerseits im Budapester Botanischen Garten der Loránd-Eötvös-Universität und andererseits in ihrer Biologischen Station in Alsógöd, etwa 25 km nördlich von Budapest, ausgeführt, u. zw. an folgenden Kulturpflanzen: Spargelkürbis, Mais «Martonvásár F. B.», Kartoffel «frühe Rosa», Tomate «Favorit», Sonnenblume «Mauthner».

Im ersten Jahr wurden die Pflanzen von frühestem, 15- bis 20tägigem Alter an bis zur Fruchtreife etwa alle 5 Tage bluten gelassen. Der Stengel der Pflanze wurde sorgfältig gereinigt, mit destilliertem Wasser abgespült und genau beim Wurzelhals, knapp über dem Boden abgeschnitten. Die Schnittfläche wurde mit einem Gummiringanschluss mit dem Auffanggefäß verbunden. Die Zeitdauer des Blutens betrug im allgemeinen 14 Stunden, u. zw. von abends 6 Uhr bis morgens 8 Uhr. Bei jeder Gelegenheit wurde die von den einzelnen Pflanzen ausgeschiedene Saftmenge gesondert in ml gemessen und dann diese Angabe bei der Feststellung der Ertragswerte verwendet. Zu Orientierungszwecken wurde auch der pH-Wert des Blutungssaftes bestimmt, ferner sein Gehalt an Trockensubstanz und dann das Verhältnis der organischen Stoffe zu den anorganischen in der Trockensubstanz. Von den Phosphorformen wurde in erster Linie die Konzentration des Saftes an anorganischem bzw. an Gesamtphosphor festgestellt und die Differenz dieser beiden Werte als organischer Phosphor angenommen. Zu dieser Bestimmung wurde im Jahre 1953 die Molybdänblaumethode nach TAYLOR, MILLER und ROTH angewandt, wobei als Reduktionsmittel Zinnchlorid Verwendung fand (28, 37).

Im Jahre 1954 wurde der Mais während der Vegetationsperiode bei drei Gelegenheiten bluten gelassen: zuerst in der intensiven vegetativen Phase (29tägige Pflanzen von durchschnittlich 70 cm Höhe); das zweite Mal im Alter von 48 Tagen, als sich die Pflanzen in der generativen Phase befanden und bei einer Pflanzenhöhe von etwa 180 cm der männliche Blütenstand eben erschienen war; die dritte Blutung erfolgte in einem Alter von 76 Tagen, in der Phase der Fruchtreife. Bei jeder Gelegenheit wurden je 50 Pflanzen bluten gelassen, wodurch einerseits etwaige individuelle Schwankungen ausgeschaltet und andererseits die zu einer genügenden Zahl von Parallelen notwendige grössere Saftmenge gesichert werden sollte. Mit dem Bluten wurde morgens um 9 Uhr begonnen und der erste Teil des Saftes abends um 21 Uhr



eingesammelt, wonach die Gefässe wieder an dieselben Pflanzen befestigt und am nächsten Morgen um 9 Uhr die während der zweiten 12 Stunden aufgefangene Blutungssaftmengen eingebracht wurden.

Bei den Phosphorbestimmungen gelangte in diesem Jahr die auch von den sowjetischen Forschern benutzte Methode von FISKE und SUBBAROV zur Anwendung, wobei als Reduktionsmittel Eikonogen diente (10). Die Messungen wurden mit grosser Umsicht durchgeführt: jede Angabe wurde aus dem Mittelwert von zumindest 10, und wenn es die zur Verfügung stehende Saftmenge gestattete, von 30 parallelen Messungen berechnet. Bei den Messungen wurden auch solche Parallelversuche ausgeführt, dass dem Saft eine bekannte Menge zusätzlicher Phosphor zugegeben wurde, der dann fast in jedem Falle mit einer nahezu 100%igen Genauigkeit nachgewiesen werden konnte.

Bei den papierchromatographischen Untersuchungen wurde versucht, die eventuellen Purin- und Pyrimidinderivate und die verschiedenen Phosphorsäureester nachzuweisen (4, 5, 6, 11, 19, 20, 27, 30).

Die mit dem Beckman-Photometer durchgeführten Messungen erfolgten im Institut für anorganische und analytische Chemie der Loránd-Eötvös-Universität bzw. im Biochemischen Institut der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, wofür auch an dieser Stelle Akademikern E. SCHULEK und E. T. SZÖRÉNYI der beste Dank ausgesprochen sei.

## Experimenteller Teil

### Veränderungen der Phosphorkonzentration

Die erhaltenen Versuchsergebnisse wiesen darauf hin, dass während der anorganische Phosphor im Laufe der Vegetationsperiode im Blutungssaft in einer annähernd gleichbleibenden Konzentration vorhanden ist, die Menge

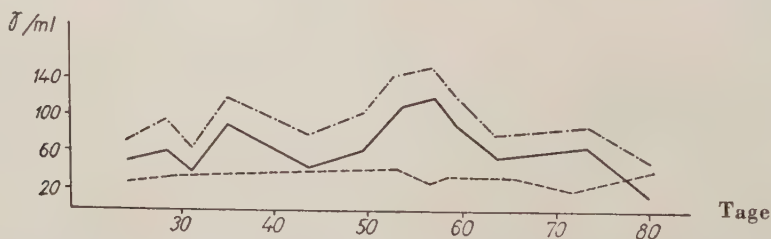


Abb. 1. Die Veränderung der P-Konzentration des Blutungssaftes des Kürbisses im Laufe der Vegetationsperiode. - - - - anorganischer P, ——— organischer P, — · — · — Gesamt-P

des organischen, und infolgedessen auch des Gesamtphosphors stark schwankt. Dies ist gut aus Abb. 1 und 2 ersichtlich, in denen die verschiedenen Phosphorkonzentrationen des Blutungssaftes von Kürbis und Mais dargestellt sind.

Der dynamische Charakter dieser Änderungen des organischen Phosphorgehaltes bestätigt die Richtigkeit unserer Anschauung über die aktive Wurzeltätigkeit. Da die Ionenaufnahme der Wurzel keinen passiven osmotischen Vorgang darstellt, so ist, wenn man eine Beziehung zur Ausatmung der von den oberirdischen Teilen herabgeströmten Assimilate herstellt, auch mit dem massgeblichen Einfluss der Aussenfaktoren zu rechnen. So wird sich jeder Umstand, der die Assimilationsintensität der Pflanzen beeinflusst, unbedingt in der Menge und Zusammensetzung des Blutungssaftes widerspiegeln. Hieraus folgt daher, dass die Grundlage der Wurzeltätigkeit von dem Kreisprozess

der organischen Stoffe in der Pflanze gebildet wird (39). Aus unseren Versuchangaben sind auch die mit dem Alter eintretenden Veränderungen zu erkennen, obwohl diese eher in den quantitativen Änderungen des Blutungssaftes als in Unterschieden der Phosphorkonzentration zum Ausdruck kommen

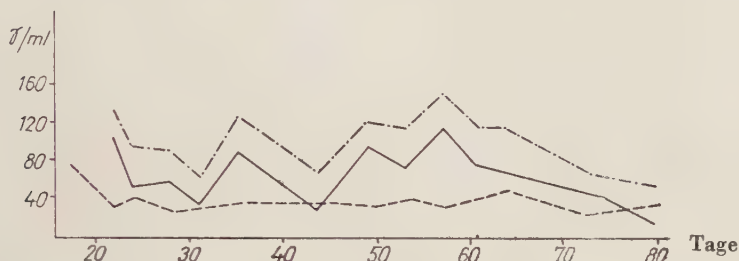


Abb. 2. Die Veränderung der P-Konzentration des Blutungssaftes des Maises im Laufe der Vegetationsperiode. — — — anorganischer P, ————— organischer P, — · — · — Gesamt-P.

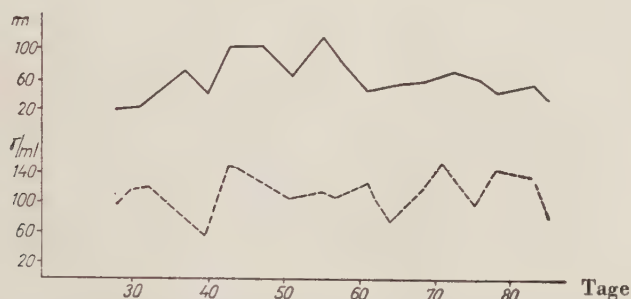


Abb. 3. Die während der Vegetationsperiode am Kürbis beobachteten quantitativen Veränderungen in bezug auf den Blutungssaft und dessen Gesamtposphorkonzentration. — Menge des Blutungssaftes in ml; — — — Gesamt-P-Konzentration in  $\gamma/\text{ml}$

(Abb. 3). Aus den Abbildungen ist ersichtlich, dass die die Blutungssaftmengen anzeigende Kurve trotz ständiger Schwankungen dennoch einen deutlichen Anstieg bis zur Blüte (55. Tag) aufweist, während die Gesamtposphorkonzentration des Saftes im Laufe der Vegetationsperiode ein stetiges Auf und Nieder widerspiegelt, ohne ein hervorstechendes Maximum zu haben.

### Phosphorertragswerte

Aus den vorstehenden Ausführungen folgt logisch, dass wenn man den Phosphorertrag der Pflanze bewerten will, also jene Phosphormenge, die von der Wurzel während der Vegetationsperiode in die oberirdischen Teile transportiert wird, neben der Phosphorkonzentration des Blutungssaftes auch dessen

Menge zu berücksichtigen ist. So ist denn unter Ertrag das Produkt der Phosphorkonzentration und der Saftmenge zu verstehen, ein Wert, der am besten die «Phosphorernährung» der oberirdischen Teile der Pflanze zum Ausdruck bringt. In Abb. 4 und 5 sind die Veränderungen des Phosphorertrages von

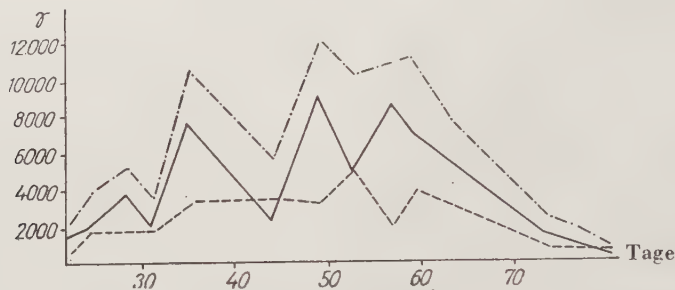


Abb. 4. Die Veränderung des Phosphorertrages des Kürbisses im Laufe der Vegetationsperiode. — — — anorganischer P, — organischer P, — · — Gesamt-P.

Kürbis und Mais während der Vegetationsperiode dargestellt, wobei sich in beiden Fällen eine Kurve mit einem deutlichen Maximum ergibt. Der Phosphorertrag der Pflanze erhöht sich also im Laufe der Vegetationsperiode ab-

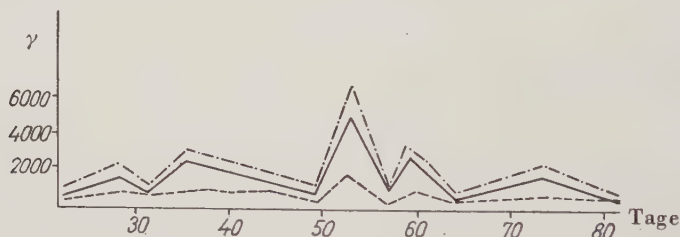


Abb. 5. Die Veränderung des Phosphorertrages des Mais im Laufe der Vegetationsperiode. — — — anorganischer P, — organischer P, — · — Gesamt-P.

gesehen von kleineren Schwankungen bis ungefähr zur Blütezeit, um dann wieder abzunehmen.

Die nächste Frage lautet, wie sich die «Phosphorernährung» der verschiedenen Kulturpflanzen unter gleichen Verhältnissen gestaltet, mit anderen Worten, ob es eine Spezifität im Phosphorertrag der einzelnen Kulturpflanzen gibt. Ganz ausführlich, also die ganze Vegetationsperiode erfassend, wurde nur der Saft der 1953 im Botanischen Garten gesetzten Mais- und Kürbispflanzen untersucht, doch standen auch Angaben über die im selben Jahr in der Versuchsstation in Alsógöd gesetzten fünf verschiedenen Kulturpflanzen zur Verfügung. Der Vergleich zwischen dem Phosphorertrag von Kürbis, Mais,



Sonnenblume, Hanf und Tomate zeigte deutliche Unterschiede auf, was auch aus der graphischen Darstellung in Abb. 6 ersichtlich ist. So produziert z. B. am 60. Tage von dem Austreiben der Pflanzen an gerechnet die Tomate den meisten Phosphor. Am 70. Tage (im Zustand der Fruchtreife) können alle fünf Pflanzen miteinander verglichen werden, hier ist der Phosphorertrag bei der Sonnenblume am geringsten. Aus der Abbildung geht noch hervor, dass im Laufe des Versuches die Kürbispflanze auch in

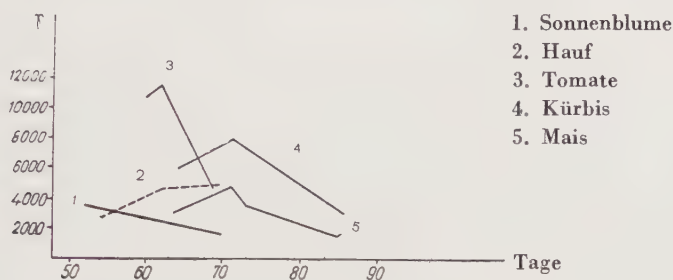


Abb. 6. Die Werte des Phosphorertrages verschiedener Kulturpflanzen

diesem Falle immer einen höheren Phosphorwert aufweist als der Mais. Diese Beobachtung wurde auch durch die im Jahre 1954 ebenfalls in Alsógöd angestellten Versuche bekräftigt. Tabelle I vermittelt ein Bild über die Phosphorkonzentration und den Phosphorertrag des Blutungssaftes von Kürbis, Mais und Kartoffel zur Zeit der Pflanzenblüte, u. zw. nach anorganischem, organischem und Gesamtphosphor gegliedert.

Tabelle I

Die Konzentrations- und Ertragswerte für die Phosphorformen des Blutungssaftes der in der generativen Phase befindlichen Pflanzen

Phosphorformen	50tägiger Kürbis		42tägiger Mais		48tägige Kartoffel	
	Konzentr. $\gamma/\text{ml}$	Ertrag $\gamma$	Konzentr. $\gamma/\text{ml}$	Ertrag $\gamma$	Konzentr. $\gamma/\text{ml}$	Ertrag $\gamma$
Anorganischer .....	81,7	2510	94,5	1447	43	297
Organischer .....	20,0	650,5	23,5	383	37	195
Gesamt .....	101,7	3160,5	118	1830	80	492

Aus den Angaben der Tabelle geht hervor, dass von den drei Pflanzen der Phosphorertrag des Kürbisses am höchsten ist, danach folgt der des Maises und schliesslich der der Kartoffel. Die erhaltenen Werte weisen auch darauf

hin, dass das Verhältnis zwischen anorganischem und organischem Phosphor in diesem Entwicklungsstadium der Pflanzen bei der Kartoffel weit höher als bei den anderen zwei Pflanzen ist. Aus all dem ist ersichtlich, dass die verschiedenen Pflanzen unter identischen Verhältnissen je nach der Aktivität ihres Wurzelsystems in unterschiedlicher Weise mit Phosphor «versorgt» sind und dass auch im Verhältnis des anorganischen zum organischen Phosphor bei jeder einzelnen Pflanze Unterschiede bestehen.

### Organische Phosphorformen

Bei der Klarstellung der Phosphornährungsverhältnisse der Pflanzen kommt zweifellos der näheren Kenntnis der Zusammensetzung der organischen Phosphorverbindung die grösste Bedeutung zu (29,36). Es ist allerdings hier vorauszuschicken, dass in den bezüglichen Arbeiten in der Literatur die Versuchsobjekte Stoffe wie keimender Hafer, Erbsenmehl usw. sind (1). Dies sind also alles feste pflanzliche Teile, bei denen die Anwendung zahlreicher bekannter Phosphorfraktionierungsmethoden möglich ist und bei denen die untersuchten Phosphorverbindungen auch in einer höheren Konzentration anwesend sind als in dem uns zur Verfügung stehenden Blutungssaft, der eigentlich als eine dünne, wässrige Lösung angesehen werden kann. Zieht man noch die rasche Zersetzung der verschiedenen Verbindungen des Blutungssaftes in Betracht, so darf man füglich behaupten, dass die Lösung der gestellten Aufgabe auf sozusagen unüberwindliche Schwierigkeiten stiess. Als einzig gangbarer Weg schien, einerseits den sog. säurelabilen Phosphorgehalt des Blutungssaftes als eine der Formen des organischen Phosphors zu messen und andererseits zu versuchen, mit Hilfe von papierchromatographischen Verfahren die Phosphorverbindungen zu identifizieren. Das gleiche Ziel sollten die beabsichtigten Lichtabsorptionsmessungen des Blutungssaftes im UV-Bereich mit einem Beckman-Spektrophotometer haben.

Die Phosphorbestimmungen wurden nach FISKE und SUBBAROV bei Benutzung von Eikonogen an Stelle des im Vorjahre verwendeten Zinkchlorids als Reduktionsmittel durchgeführt, um durch diese Modifizierung die sich aus den voneinander abweichenden Phosphorbestimmungen eventuell ergebenden Unterschiede auszuschalten. Nach einzelnen sowjetischen Forschern enthält nämlich der Blutungssaft nur anorganischen Phosphor und der etwaige zusätzliche Gesamtphosphor ist nur auf methodische Unterschiede zurückzuführen (mündliche Mitteilung von POTAPOV). Demgegenüber halten wir es für wahrscheinlich, dass der Blutungssaft, der ja letztlich eine biologische Flüssigkeit ist und der im pflanzlichen Organismus den «Blutkreislauf» darstellt, die eine oder die andere der für die verschiedenen physiologischen Prozesse so charakteristischen Phosphorverbindungen enthält.

Der organische Phosphor konnte im Blutungssaft auch mit der Methode von FISKE und SUBBAROV nachgewiesen werden. Im weiteren wurden dann einerseits die im Laufe des Tages auftretenden Veränderungen des von ein und derselben Pflanze erhaltenen Blutungssaftes untersucht, und andererseits neben der anorganischen und Gesamtposphorkonzentration der eingesammelten Säfte ihr Gehalt an säurelabilem Phosphor als eine der Formen des organischen Phosphors bestimmt (mit *n* Salzsäure 10 Min. Hydrolyse bei 100° C). Wegen technischer Schwierigkeiten erfolgten diese Messungen nur an Mais.

Tabelle II

Die Phosphorformen des Blutungssaftes des Mais

Zeitpunkt des Blutens	Menge des Blutungs-saftes ml	Konzentration $\gamma$ /ml				Ertrag $\gamma$			
		anorga-nischer	organischer		Gesamt	anorgani-scher	organischer		Gesamt
			säure-labil	übriger			säure-labil	übriger	
A In den ersten 12 Stunden der Blutung									
7. VII. vegetative Phase	40,2	107	11	—	118	4301	442	—	4743
26. VII. generative Phase	25,5	71	—	—	71	1811	—	—	1811
23. VIII. Fruchtreife	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B In den zweiten 12 Stunden der Blutung									
7. VII. vegetative Phase	27,3	83	—	10	93	2266	—	273	2539
26. VII. generative Phase	30,1	44	—	8	52	1324	—	241	1565
23. VIII. Fruchtreife	6,7	202	8	14	224	1353	54	94	1501

In Tabelle II sind die Angaben der Konzentration und des Ertrags der Phosphorformen des Blutungssaftes von Mais zusammengefasst, u. zw. für den in den ersten 12 Stunden (A) bzw. in den zweiten 12 Stunden (B) nach dem Abschneiden der Pflanze gesammelten Saft. Aus der Tabelle geht hervor, dass in der vegetativen Phase des Mais der Gesamtposphorgehalt des Blutungssaftes der ersten 12 Stunden aus insgesamt 91% anorganischem Phosphor



besteht, während die verbleibenden 9% organischer Phosphor zur Gänze in säurelabiler Form anwesend sind. In den darauffolgenden 12 Stunden gibt der Gesamtposphorgehalt des Blutungssaftes einen um etwa 20% (19,7) niedrigeren Wert, d. h. 93,3  $\gamma$ /ml, der zu 88,5% aus anorganischem und zu 11,5% aus organischem, allerdings nur durch Zerstörung des Blutungssaftes durch Schwefelsäure nachweisbarem Phosphor besteht.

Der Blutungssaft der in der generativen Phase befindlichen Pflanze enthielt in den ersten 12 Stunden ausschliesslich anorganischen Phosphor, während in den zweiten 12 Stunden etwa 15% (14,4) der Gesamtposphorkonzentration in — durch Zerstörung nachweisbarer — organischer Form gegenwärtig waren.

In der Phase der Fruchtreife bluteten die Pflanzen erst in den zweiten 12 Stunden. Hier ist die Phosphorkonzentration trotz der verhältnismässig kleinen Blutungssaftmenge recht gross. Der Gesamtposphor beträgt 224  $\gamma$ /ml, wovon 90% anorganisch sind, während sich die 10% organischer Phosphor im Verhältnis von ungefähr 4 : 6 auf säurelabilen und auf durch Zerstörung nachweisbaren organischen Phosphor verteilen.

Während die Werte der Phosphorkonzentration des Blutungssaftes im Laufe der Entwicklung bei allen Phosphorformen eine starke Schwankung aufweisen, lässt sich aus der Tabelle über die Veränderungen des Phosphorertrages des Maises mit zunehmendem Alter der Pflanze eine deutliche Abnahme feststellen.

Die papierchromatographischen Untersuchungen der Phosphorformen des Blutungssaftes zeitigten beim Mais nur wenige brauchbare Ergebnisse. Der Grund hierfür dürfte teils in der sehr niedrigen Konzentration der Phosphorverbindungen und teils im raschen Zerfall der Substanzen liegen. Es wurde oft beobachtet, dass nach der Entwicklung des Chromatogrammes ausser dem gut erkennbaren Phosphatfleck am Startpunkt ein blasserer blauer Fleck zurückblieb. Die zu einer erfolgreicherer Untersuchung unumgänglich notwendige grössere Konzentration, die Lyophilisierung des Saftes, konnte wegen technischer Schwierigkeiten nicht verwirklicht werden.

Gleichfalls ohne konkretes Ergebnis schlossen die Untersuchungen mit dem Beckman-Photometer. Der Ablauf der Kurven, die auf Grund der Angaben des in allen drei Entwicklungsstadien der Pflanze gesammelten Blutungssaftes konstruiert worden, schliesst zwar nicht die Anwesenheit der gesuchten Verbindungen aus, liefert aber auch keine Beweise dafür. Die bei 270–280  $\mu\mu$  beobachteten Maxima weisen laut Literaturangaben auf die Gegenwart von Tyrosin oder Tryptophan in grosser Konzentration hin, dies wird aber nicht, oder zumindest nicht in derartiger Menge, durch die bei den Aminosäurenuntersuchungen gewonnenen Angaben erhärtet. Beachtenswert ist noch der bei 330  $\mu\mu$  auftretende Inflexionspunkt, der den Schluss auf die etwaige Anwesenheit von Vitamin B<sub>6</sub> zulässt.

## Besprechung der Ergebnisse

Die Abnahme der Phosphorertragswerte, die beim Mais mit zunehmendem Alter beobachtet wurde, zeigt eine gute Übereinstimmung mit der natürlichen Abnahme der aktiven Wurzeltätigkeit. Diese unsere Abnahme wird durch die von KOLOSOV mit  $P^{32}$ -Isotop ausgeführten Versuche gut unterstützt, in denen er die Rolle der Wurzel im Zusammenhang mit der Ernährung der Pflanze untersuchte. Er erbrachte nämlich den Beweis, dass beim Getreide die sprossbürtigen Wurzeln deshalb die Nährstoffversorgung der Pflanze zu verbessern vermögen, weil sie ein intensives Wachstum besitzen und eine aktivere Lebenstätigkeit ausüben (13).

Abschliessend lässt sich sagen, dass an die qualitative Untersuchung der organischen Phosphorformen des Blutungssaftes von Mais weit grössere Erwartungen geknüpft wurden, als dann durch die erhaltenen Resultate erfüllt werden konnten.

## LITERATUR

1. ALBAUM, H. G.: 1952. The Metabolism of Phosphorylated Compounds in Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **3**, S. 35—58.
2. Борисова, Н. И.: 1954. Поступление фосфора в растения из гранулированных фосфатов при их совместном внесении. *Изв. Акад. Наук, Сер. Биол.*, (1), 95—109.
3. Быков, И. М.: 1929. О минеральных соединениях азота в пасеке. *Изв. Биолог. Научно-исследоват. Ин-та при Пермском Университете*, **6**, 277.
4. BLOCK, R. J.: 1952. *Paper Chromatography*. New York.
5. CARTER, C. E.: 1950. *J. Am. Chem. Soc.*, **72**, S. 1466.
6. CRAMER, F.: 1953. *Papierchromatographie*. Weinheim.
7. DE ROPP, R.: 1946/a. The Influence of Roots on the Growth of Leaves and Stems in Rye. *Ann. Bot.*, **10**, S. 31.
8. DE ROPP, R.: 1946/b. Growth and Structure of the First Leaf of Rye when Cultivated in Isolation or Attached to the Intact Plant. *Ann. Bot.*, **10**, S. 353.
9. FEKETE, Z.: 1952. *Talajtan. (Bodenkunde. Nur ungar.) Budapest.*
10. FISKE, C. H.—SUBBAROV, Y.: 1925. The Colorimetric Estimation of Phosphorus. *Jour. Biol. Chem.* **66**, S. 375—400.
11. HANES, C. S.—ISHERWOOD, F. A.: 1949. *Nature*, **164**, S. 1107.
12. HEYL, J. G.: 1933. Der Einfluss von Aussenfaktoren auf das Bluten der Pflanzen. *Planta* **20**, S. 294—353.
13. Колосов, И. И.: 1954. Применение изотопа  $P^{32}$  к изучению роли отдельных корней и частей корневой системы в питании растений. *Изв. Акад. Наук, Сер. Биол.*, (1), 95—109.
14. Кудрин, С. А.: 1952. Круговорот фосфора в почве и превращение в ней фосфатов удобрений. *Агробиология*, (5), 91—105.
15. Курсанов, А. Л.: 1953. Значение изотопов и других методов исследования в биологии для решения вопросов сельского хозяйства. *Вестник Акад. Наук СССР*, **12**, 26—38.
16. LAINE, T.: 1934. On the Absorption of Electrolytes by Cut Roots of Plants and the Chemistry of Plant Exudation Sap. *Acta Botanica Fennica*, **16**, S. 1—64.
17. LOWRY, W. M.—TABOR, P.: 1931. Sap for Analysis by Bleeding Corn Plants. *Science*, **73**, S. 453.
18. LUNDEGARDH, H.: 1943. Bleeding and Sap Movement. *Arkiv for Botanik*, **31**, A No 2.
19. MARKHAM, R.—SMITH, J. D.: 1949. *Biochemic J.*, **45**, S. 294.
20. PARTRIGE, S. M.: 1949. *Nature*. **164**, S. 443.
21. Певнев, Д. С.: 1934. Исследование хода поступления минеральных веществ в растения в полевом опыте по изучению сока плача. *Мимизация Соц. Землед.*, (8).

22. PIERRE, W. H.—POHLMANN, G. G.: 1933. Preliminary Studies of the Exuded Plant Sap and the Relation between the Composition of the Sap and the Soil Solution. Jour. of the Am. Soc. of Agr., **25**, S. 144—160.
23. POHLMANN, G. G.—PIERRE, W. H.: 1933. The Phosphorus Concentration of the Exuded Sap of Corn as a Measure of the Available Phosphorus in the Soil. Jour. of the Am. Soc. of Agr., **25**, S. 160—171.
24. Потапов, Н. Г. Соловьева, О. Иванченко, И.: 1936. К вопросу диагностирования минерального питания пшеницы. Тр. Ком. по Ириг. Акад. Наук СССР, (8), 149.
25. ПОТАПОВ, N. G.: 1952. A gyökér szerepe a növények életében. (Die Rolle der Wurzel im Leben der Pflanzen. Nur. Ungar.) Vortrag im Ungar. Biologenverein.
26. ПОТАПОВ, N. G.: 1953. Növényélettán. (Pflanzenphysiologie. Nur ungar.) Kollegheft.
27. ROSE, J. A.—SCHWEIGERT, G. S.: 1951. J. Am. Chem. Soc., **73**, S. 5903.
28. ROTH, H.: 1944. Über Neuerungen in der mikroanalytischen Praxis. Mikrochemie, **31**, S. 292.
29. Шапог, В. С.: 1954. Взаимосвязи процессов окисления, сопряженного фосфорилирования и биосинтезов в клетке. Успехи Совр. Биол., **37**, (3), 255—278.
30. SMITH, J. D.—MARKHAM, R.: 1950. Biochemic. J., **46**, S. 509.
31. SPEIDEL, B.: 1939. Untersuchungen zur Physiologie des Blutens bei höheren Pflanzen. Planta, **30**, S. 67—112.
32. Сабинин, Д. А.: 1928. Принципы и методика изучения минерального состава пасоки. Бюлл. отд. Земл. Гос. ин-та опытно-агрономии, (15).
33. Сабинин, Д. А.: 1940. Минеральное питание растений. Москва.
34. Сабинин, Д. А.: 1949. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. Акад. Наук СССР, Тимирязевские чтения, 9.
35. Сердоболький, И. П.—Синягина, М. Г.: 1954. Об обменном поглощении фосфатов почвой. Изв. Акад. Наук СССР, Сер. Биол., (3), 113—119.
36. Сорокин, У. И.: 1954. Роль фосфорных соединений в биоэнергетике бактериального обмена. Микробиология, **23**, 79—99.
37. ТАУЛОВ, А. Е.—MILLER, C. W.: 1914. Jour. Biol. Chem. **18**, S. 215.
38. Трубецкова, О. М.: 1927. Влияние концентрации наружного раствора на поступление минеральных веществ в растение. Бюлл. Биологич. Научно-исследов. Ин-та при Пермском Университете, **5**, 259.
39. Трубецкова, О. М. Шидловская, И. Л.: 1951. Изучение суточной периодичности деятельности корневой системы. Акад. Наук СССР, Труды Ин-та Физиол. Раст., **7**, (2).

## ФОСФОРНЫЕ ФОРМЫ В ПАСОКЕ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Н. Г. ПОТАПОВ и И. МОЛЬНАР-КЕРЕСТЕШ

### Резюме

Авторы исследовали своеобразности фосфорного питания различных культурных растений одной из методик, занимающихся исследованием минерального питания растений, — методикой анализа пасоки, описанной Сабининым. Они проводили свои исследования над грунтовыми растениями (обыкновенная тыква, кукуруза F. В. из Мартонвашар, ранний летний сорт картофеля, сорт томата Фаворит, подсолнечник Маутнера). В ходе опытов в первом году авторы проследовали весь вегетационный период (сбор пасоки каждый 5-ый день), причем они определили изменения содержания неорганического или же общего фосфора в пасоке. Во втором году авторы обращали внимание главным образом на подробное исследование органического фосфора. Результаты опытов показывают с одной стороны изменения в отдельных растениях по возрасту, а с другой, отклонения в фосфорном балансе различных растений. Содержание органического фосфора в пасоке кукурузы разделяется на кислотолабильный фосфор и на выявляемые сжиганием прочие фракции органического фосфора.



# REARING WHEATS FROM OVARIES CULTURED IN VITRO

By

G. RÉDEI and MR. G. RÉDEI

*Institute of Genetics of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest*

(Received 2. IV. 1955)

## Introduction

The literature available to us seems to know of no method suitable for rearing proembryos of cereals under experimental conditions.

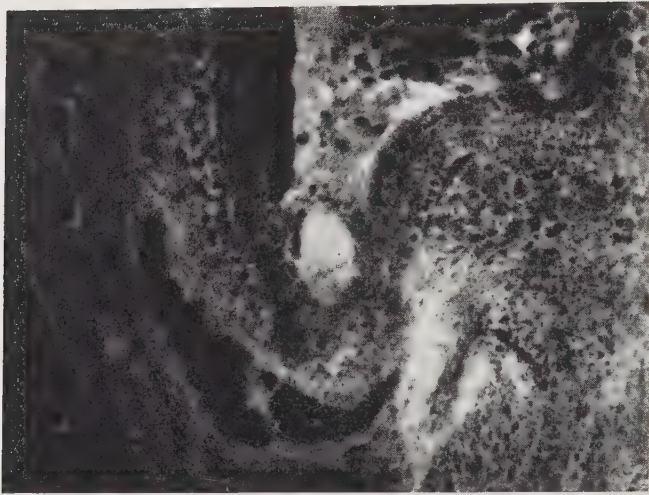
UTTAMAN's (3) attempts with proembryos of maize resulted first in apparent growth, yet ultimately his cultures died. ZIEBUR and BRINK (4) failed in developing in vitro barley embryos 0.3 mm or less in diameter.

Ovaries of various species of plants (tomato, gherkin, bean, tobacco, and strawberry) have been cultivated in vitro by NITSCH (2, 3). He found that gherkin ovaries excised on the fourth day after pollination yielded seeds of which 6 per cent germinated. Seeds were also found to develop in ovaries excised on the third day but they proved to be incapable of germinating, while no seeds issued at all from ovaries excised earlier. Being more interested in the study of the physiological problems connected with growth and maturing, NITSCH refrained from dealing more particularly with embryo rearing

## Experimental

For our ovary cultures the mineral nutrient was used which had been specially evolved by us (1) for embryo rearing but was supplemented with 3 per cent of sugar and 0.8 per cent of agar. This nutrient was then further supplemented with yeast extract or a combination with the vitamins aneurin, niacin, and pyridoxine.

Following the natural pollination of the plants (*Triticum aestivum* or *T. spelta*), their spikes were cut off and, after the removal of the aristae, from the awned varieties, treated in a glass cylinder with a 10-per cent calcium hypochlorite solution for 10 minutes, and thoroughly washed four or five times with sterile water. The tips and bottom parts were then removed from the spikes and discarded. Only the middle third parts of the spikes were used for culture; the time of anthesis has been precedently recorded. Besides, spikelets with quite tiny rachillae, flowers and ovaries, respectively, were used for cultures. Development was the safer, the more of the rachillae



*Fig. 1.* Four-day embryo in the ovary. Appr. 175 x. (Photo: CZIBULYA)



*Fig. 2.* Six-day embryo in the ovary. Appr. 175 x. (Photo: CZIBULYA)

and paleae remained attached to the ovaries. If ovaries deprived of all their maternal tissue were planted, the embryos seldom continued to grow on the nutrient medium. In ovaries enclosed by two paleae the embryo displayed continued differentiation, even though the caryopsis grew but little in

size. The endosperm, on the other hand, discontinued its normal development, grew but feebly, and produced a vitreous jellied substance.

Having cultured the ovaries for from 8 to 12 days, the embryos were excised and transferred on a fresh medium of the same composition, but sup-



*Fig. 3.* Wheat plants reared in ovary and embryo cultures at the time of heading  
(Photo: CZIBULYA)

plemented with 0,5 per cent of casein hydrolysate. They continued to develop, and a few days later germination began. Ovaries in culture for more than a fortnight were found to yield a lesser number of germinating embryos. The germinated embryos were then potted. They thrived well, developing into quite normal plants.

In a single case, embryos capable of germinating were obtained from *in vitro* cultivated ovaries excised on the second day after pollination. From those excised on the fourth and sixth day, respectively, they could be obtained quite regularly. Addition of 5 per cent of juice of maize in the milky stage was found to exert a favourable effect upon differentiation.

The greatest difficulty that presented itself in cultivating excised ovaries was to secure aseptic cultures.



Plants derived from *in vitro* cultures from July, headed by the end of September and became ripe in the green house. Under unfavourable conditions in the green house the pollen was inferior and hardly a few kernels were obtained. It merits mentioning that the spikes displayed irregular growth: the individual rachillae, particularly the lowest, showed unusual elongation. In one of the extreme cases the lowest rachilla exceeded 19 cm in length. Almost invariably the spikes were lax and became similar to ears of sterile hybrids. The paleae stretched excessively; in some instances they grew thrice as long as the glumes whereas under natural conditions they are but twice as long.

In conclusion, this appears to be the first instance in which viable plants have been obtained from *in vitro* cultures of wheat proembryos by rearing embryos excised from ovary cultures.

#### REFERENCES

1. GYÓRFFY, B., RÉDEI, G. and MRS. RÉDEI : 1955. Substance de croissance du maïs laiteux. *Acta Botanica Acad. Sci. Hungaricae*. **2**. 1—2. 57—76.
2. NITSCH, J. P. : 1949. Culture of fruits *in vitro*. *Science*, **110**. 499.
3. NITSCH, J. P. : 1949. Growth and development *in vitro* of excised ovaries. *Amer. J. Bot.* **38**. 566—77.
4. UTTAMAN, P. : 1949. Culturing of proembryos of normal diploid corn (maize) aged 3 to 7 days. *Current Sci.* **18**: 215—6, *Ref. Ber. Wiss. Biol.* **68**. 196.
5. ZIEBUR, N. K. and BRINK, R. A. : 1951. The stimulative effect of *Hordeum* endosperms on the growth of immature plant embryos *in vitro*. *Amer. J. Bot.* **38**. 253—56.

#### РАЗВЕДЕНИЕ IN VITRO ХЛЕБНЫХ МАТОЧНИКОВ

Г. РЕДЕИ и Г. РЕДЕИ

#### Резюме

Путём выращивания зародышей, высеченных из плодниковых культур, нам удалось первый раз получить из лабораторных культур зерновых предзародышей жизнеспособные растения.

# FESTUCA STUDIEN

Von

R. Soó

Ordentl. Mitglied der Ungarischen Akademie der Wissenschaften  
System-Geobotanisches Institut der L. Eötvös Universität, Budapest

(Eingegangen am 20. V. 1955)

In den systematischen Bearbeitungen der *Festuca ovina* Gruppe (s. ampl.) gibt es zwei gegeneinander stehende Auffassungen. Die eine betrachtet die ganze Gruppe als eine Sammelart (*species collectiva*) und bezeichnet die darunter stehenden Taxa als Unterarten, Varietäten und Formen, die andere behandelt dieselben meist als Kleinarten, aber mit binären Namen. Der erste moderne Monograph der Gattung, HACKEL (1882) umfasst unter dem Namen *F. ovina* eine Reihe der Unterarten, davon kommen für Mittel-, Ost- und Südosteuropa nur die ssp. *euovina*, *laevis*, *sulcata* und *alpina* in Betracht. Ihm folgten die neueren französischen Monographen ST. YVES (1927) und LITARDIÈRE, ferner die Bearbeitungen in den grossen Florenwerken von ASCHERSON—GRÄBNER 1900, HEGI 1908 und 1936, FIORI 1923 usw., neulich auch die *Festuca*-Forscherin I. MARKGRAF-DANNENBERG (1950). Dagegen behandeln die guten *Festuca* Kenner VETTER und KRAJINA (1930), früher selbst MARKGRAF-DANNENBERG (1937), wie auch ACHTAROFF (1952) die *ovina*-Sippen als selbständige Arten, ebenso die modernen Florenwerke — um einige Beispiele zu nennen — Frankreichs (ROUY 1913, FOURNIER 1946), Italiens (CIFFERI—GIACOMINI 1950), Skandinaviens (HYLANDER 1953), Polens (SZAFAER—PAWLOWSKI—KULCZYNSKI 1953), Österreichs (BECK, FRITSCH, JANCHEN), der Tschechoslowakei (DOMIN 1935, DOSTÁL 1949—51), Ungarns (JÁVORKA 1924—25, Soó—JÁVORKA 1951), Rumäniens (PRODAN 1939, NYÁRÁDY—Soó 1941—44, BORZA 1947), der Balkanhalbinsel (HAYEK—MARKGRAF 1932—33, RECHINGER 1943) und der USSR (FEDTSCHENKO 1928, GROSSHEIM 1928, 1949, HEIDEMANN 1954, KRETSCHETOWISCH—BOBROW 1934, MAJEWSKI 1954, STANKOW—TALIEW 1949 etc.) A. KOZLOWSKA wählte den Mittelweg, sie zählt unter *F. ovina* 12 nebengeordnete Unterarten auf (1925). Da in der Natur wohl zwischen allen Kleinarten der *ovina*-Gruppe Übergänge (*transitus*) vorkommen und sogar die scharfe Trennung der «*ovina-duriuscula*» Gruppe (s. str) d. h. die Taxa mit ununterbrochenem Sklerenchymring und der «*sulcata*» oder «*valesiaca*» Gruppe mit einzelnen Sklerenchymbündeln kaum möglich ist — vgl. die Taxa *F. stricta*, *trachyphylla*, *callieri* — halte ich prinzipiell die Auffassung von HACKEL bzw. KOZLOWSKA für richtig.

Die Unterordnung der sehr zahlreichen Formen unter *F. ovina* s. *ampl.* macht aber die Übersicht der sehr schweren, kritischen Formenkreise ganz unübersichtlich, besonders wenn wir nicht nur die Pflanzen eines kleineren Landes, sondern grosser Florengebiete, Erdteile oder eben der ganzen Welt betrachten wollen. Deshalb gebrauche ich auch hier die binären Artnamen, doch sind diese Kleinarten aber den Unterarten der Taxonomie gleichwertig.

Das Merkmal des geschlossenen Sklerenchymringes ist sehr schwankend. Der Ring entwickelt sich selbst bei der «*ovina-duriuscula*» Gruppe (Arten 1—7) nach HACKEL erst in späterem Alter, in der Jugend ist er stets unterbrochen. Deshalb meint HACKEL, dass Taxa mit unterbrochenem Sklerenchym die ursprünglicheren, älteren sind. So können die Taxa mit unterbrochenem Sklerenchymring — vielleicht als neotenische Formen — aus den Typen der «*ovina-duriuscula*» Gruppe entstehen, wohl in günstigeren, weniger xerothermen Standorten (Kulturversuche von HACKEL). Meistens wird aber behauptet, dass diese Übergangstypen (Arten 8—9) — mit aufgelöstem Sklerenchymring — eben umgekehrt, aus den Typen der *sulcata-vallesiaca* Gruppe entstehen können, durch die Vermehrung und Zusammenschmelzung der Bastbündel, vgl. DANNENBERG 1937. 93, KOZŁOWSKA 1925. 369 ff. und Fig. 6! (Entstehung der *F. trachyphylla*) KRAŠAN (Öst. Bot. Zeitschr. 1888. 192—199) behauptet sogar, dass in seinen Kulturversuchen aus den auf Dolomitfels eingepflanzten bzw. ausgesäten *F. sulcata* Pflanzen bzw. Samen *F. glauca*-ähnliche Pflanzen entstanden, ein Reciprok-Versuch ist aber nicht gelungen. Dagegen beschreibt aber KOZŁOWSKA den Übergang von *F. glauca* (*pallens*) zu *F. vallesiaca* (= *F. duvalii*) und betont in allgemeinen, dass sich die *F. ovina* Formen unter dem Einfluss der Lebensbedingungen der Pflanzengesellschaften entwickeln und verändern. («La forme de l'espèce *Festuca ovina* se développe parallèlement à la formation de l'association, qui lui est propre», etc. p. 377.)

Unsere erst im Jahr 1954 begonnenen Kulturversuche mit *F. glauca pallens*, *F. sulcata* und *F. pseudovina* sollen die Anpassung und Entstehung der *F.* Sippen erklären und beweisen. (Vgl. SOÓ Acta Bot. Acad. Hung. I. 1954. 187.)

Es wurde schon festgestellt, dass der Sklerenchymring der typischen *glauca*-Blätter einzelner, im schattigen Waldteile ausgepflanzter Exemplare schon nach 4 Monaten in (7—8) Bastbündel aufgelöst wurde (Querschnitt wie bei *F. stricta* oder *trachyphylla*), dagegen dass die Zahl der Bastbündel der *sulcata*-Blätter von 3 auf 5 erhöht war oder dass einzelne Bastbündel am Blattrande sich verlängerten, so merkwürdig in den feuchteren, schattigeren Versuchsplätzen (im Inneren des Glashauses, des Waldes usw., Mitteilung von OLGA BORSOS).

## Übersicht der Kleinarten der *Festuca ovina*-Gruppe in Mittel-, Ost- und Südosteuropa

- I. *F. ovina* L. s. l.
  1. *F. ovina* L. s. str. (*F. vulgaris* [Koch] Hay., *F. ovina* ssp. *ovina* Hook. f., var. *vulgaris* Koch)
  2. *F. supina* Schur (*F. ovina* ssp. *supina* Hack, ex Hegi, var. *sudetica* Kitt.)
  3. *F. capillata* Lam. (*F. ovina* ssp. *capillata* Arc., var. *tenuifolia* Duby)
  4. *F. glauca* Lam s. S. 193.
  5. *F. vaginata* W. et K. s. S. 189.
  - 5a *F. psammophila* Hack.
  6. *F. polesica* Zapal. s. S. 197.
  7. *F. beckeri* Hack. s. S. 198.
  8. *F. stricta* Host s. S. 198.
  - 8a *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina s. S. 200.
  - 8b *F. duvalii* (St.-Y.) Mgf. -Dbg.
  - 8c ? *F. makutrensis* Zapal.
  9. *F. callieri* (Hack.) Mgf. s. S. 201.
  - 9b ? *F. koritnicensis* Hay. et Vetter.
- II. *F. valesiaca* Schleich. s. l.
  10. *F. hirsuta* Host 1802 em. Soó (*F. sulcata* Hack. Nym. 1890, *F. rupicola* Heuff. 1858).
  - 10b *F. wagneri* Degen, Thaisz, Flatt (*F. sulcata* ssp. — Jáv. vix *F. ovina* ssp. *sulcata* var. *Wagneri* St.-Y.)
  11. *F. pseudovina* Hack, ap. Wiesb. (*F. ovina*. — ssp. Kozl., ssp. *sulcata* var. *pseudovina* Hack, *F. valesiaca* ssp. — A. et G. ex Hegi).
  12. *F. valesiaca* Schleich. (*F. ovina* ssp. — A. et G. p. p., Kozl., var. — Koch)
  - 12b *F. pseudodalmatica* Krajina (*F. valesiaca* ssp. — Soó)
  13. *F. dalmatica* (Hack.) Richt. (*F. ovina* ssp. *sulcata* var. *dalmatica* Hack) incl. ssp. *taurica* (Kern.) (*F. ovina* var. *taurica* Hack.)
  14. *F. pančičiana* (Hack.) Richt. (*F. ovina* var. *Pančičiana* Hack.)
- III. *F. halleri* All. s. l.
  15. *F. jeanpertii* (St.-Y.) Mgf. (*F. ovina* ssp. *laevis* var. *Jeanpertii* St.-Y.)
  16. *F. marginata* (Hack.) Richt. (*F. ovina* ssp. *laevis* var. *marginata* Hack.)
  17. *F. stenantha* (Hack.) Richt. (*F. ovina* ssp. *laevis* var. *stenantha* Hack.)
  18. *F. laevis* (Hack.) Richt. (*F. ovina* ssp. *laevis* var. *genuina* Hack.) incl. ? *F. pseudosupina* Vetter
  19. *F. halleri* All. s. str. (*F. ovina* ssp. *laevis* var. *Halleri* Hack., *F. Halleri* ssp. *eu-Halleri* Hay., *F. ovina* ssp. *Halleri* A. et G.) incl. ssp. *dura* (Host), ssp. *decipiens* (Clairv.), ssp. *riloensis* Hay.
- IV. *F. glacialis* Miégev. s. l. (*F. ovina* ssp. *glacialis* A. et G., *F. ovina* ssp. *frigida* Hack., *F. frigida* Nym.)
  20. *F. glacialis* Miégev. s. str. (*F. ovina* ssp. *frigida* var. *glacialis* Hack.) <sup>1</sup>
  21. *F. rupicaprina* (Hack) Kern. (*F. ovina* ssp. *frigida* var. *rupicaprina* Hack.)
- V. *F. alpina* Suter s. l.
  22. *F. alpina* Suter (*F. ovina* ssp. *alpina* Hack.)
  23. *F. intercedens* (Hack.) Lüdi (*F. ovina* ssp. *alpina* var. *intercedens* Hack.)
- VI. *F. amethystina* L. (*F. ovina* ssp. *amethystina* A. et G.)
  24. *F. amethystina* L. incl. ssp. *orientalis* Krajina 1930 (ssp. *inarmata* (Schur) Kraj. 1933).
  25. *F. tatrae* (Czakó) Degen (*F. amethystina* var. *Tatrae* Czakó) = *F. amethystina* ssp. *tatrae* Soó.

***Festuca vaginata*** W. et K. ap. Wild. Enum. Horti Berol. 116. (1809).  
 (Syn.: *F. ovina* L. var. *vaginata* HACKEL Mon. Fest. 97. (1882) ssp. *vaginata* Hackel ap. HEGI I. 333. (1908), KOZŁOWSKA 335. (1925) — *F. amethystina* Host Gram. Austr. II. 89 (1802) -non L. — *F. ovina* L. var. *amethystina* Koch Syn. Fl. Germ. ed. 1. 812 (1837) — *F. pallens* Host var. *vaginata* Borb. Balaton 318 (1900) — *F. arenaria* Kit. (ap. Steudel Nomencl. 2. I. 628),

<sup>1</sup> In Transsilvania! (Ronniger Magy. Bot. Lap. 1919. 14, KRAJINA Veröff. Geob. Inst. Rübel 10 (1933).



*F. distans*, *F. obtusa* Kit. nom. nuda ap. HACKEL Természetr. Fü. II. 285. (1878) et ap. Jáv. Annal. Mus. Nat. Hung. XXVI. 134, 136, 142. (1929).

Diagnosis<sup>1</sup>: Planta glauca, plus-minus pruinosa. Lamina foliorum setacea vel juncea, diametro (0,35 —) 0,45 — 0,80 (—0,95) × (0,55 —) 0,65—1,05 (1,20—1,35) mm, 7—15- plerumque 9-nervia, intus 3—5-costata, stratis sclerenchymaticis 2—5 validis continuis aequalibus vel parum inaequalibus. Panicula —20 cm longa, laxa, serius nonnunquam contracta, glabra vel minute scaberula. Spiculae (3)—4—7 (—8) -florae, (4)—5—8,5 (—10) mm longae. Gluma sterilis inferior 2—3 mm longa, acuta, superior 2,5—3,5 mm longa, minus acuta vel obtusiuscula. Gluma fertilis (2,5)—3—4,5 (—5) mm longa, obtusiuscula, mucronata vel aristulata (non obtusissima, nec mutica), — arista nulla vel 0,1—1,5 mm longa —, glabra, minute puberula vel apicem versus ciliolata. Numerus chromosomorum (2 ×): 14.

*var. vaginata* (typus, *F. ovina* *var. amethystina* subvar. *vaginata* LITARD. 1945. 107. — *F. vaginata* *var. subjuncea* KRAJINA 1930. 200 — *F. amethystina* Host *var. mutica* HACKEL l. c. 285. 1878. — *F. glauca* ssp. *Buia* PRODAN 1939. 1235 ist typische *F. vaginata* mit grannenlosen Deckspelzen.)

Lamina foliorum 0,55—1,05 mm lata, 7—11-nervia, intus 3-costata, spicula 3—7-flora, 4—8 mm longa, gluma fertilis 3—4,5 mm glabra, minute puberula vel margine ciliata (f. *ciliolata* DEGEN Magy. Bot. Lap 1923. 63) vel hirta (f. *plusiostachya* BORBÁS 1900. 318 = f. *major* Borb. Ö. B. Z. 1879. 61). Planta vivipara est f. *vivipara* Borb. Homokp. 33. 1886 (f. *prolifera* Borb. 1900. 318)

*var. vel f. incrassata* KRAJINA l. c. (1930, *F. Dominii* *var. Margittai* KRAJINA l. c. sec. descr. — *F. vaginata* *var. Margittai* Soó 1951. 921, Acta Biol. Hung. III. 244. 1952)

Lamina foliorum 0,9—1,35 mm lata, 11—15(17)-nervia, intus 3—5-costata, spicula 4—8-flora, 6—10 mm longa, gluma fertilis 4—5 mm, mutica vel aristata, arista 0,2—0,5 mm longa (f. *valida* KRAJINA l. c. 1930)

*var. dominii* Soó comb. n. (*var. amethystina* Kraj. l. c. 198 in synon., *F. Dominii* KRAJINA *var. genuina* subvar. *typica* Kraj. l. c. [1930] — *F. ovina* *var. amethystina* subvar. *Dominii* LITARD. l. c. [1945] — *F. vaginata* ssp. *Dominii* Soó l. c. [1951—52] — *F. pallens* Host ssp. *arenicola* PRODAN 1935. 21, 23.)

Uti *var. vaginata*, sed gluma aristata, arista 0,2—0,8 (—1,0) mm longa rarissime longe aristata, arista 0,8—1,5 mm longa (f. *mamaiae* Soó comb. n. — *F. pallens* ssp. *mamaiae* PRODAN l. c.) saepius tantum mucronulata, mucrone —0,2 mm (f. *mucronata* Soó comb. n. — *F. ovina* f. *mucronata* HACKEL 1882. 97. — *F. Dominii* subvar. *mucronata* KRAJ. l. c. 200 — *F. amethystina* Host *var. subaristata* SCHUR En. pl. Transs. 1866. 789. — *F. pallens* *var. subaristata* BORB. 1900. 318)

<sup>1</sup> Auf Grund der anatomischen Struktur von 92 Exemplaren und der Messungen von 720 Ährchen und Blüten.

## Area:

Austria inferior, ditio Vindobonensis. (BECK 1890). Moravia: Dolina Pomoravi; ditio Hodonin. (KRAJINA l. c., PODPERA 1928. 148., DOŠTÁL 1950. 1952.)

Slovakia: Moravské pole (Marchfeld, Morvamező) -cf. DEGEN, GÁYER, SCHEFFER Magy. Bot. Lap. 1923. 62—63 partim sub *F. glauca*-Komarno, Parkan.

Hungaria: Matricum (Magyar Középhegység = Mittelgebirge, vom Bakonygebirge bis zum Medvesgebirge und Erlau, an den Rändern), Arrabonicum (Kisalföld = Kleine Tiefebene, in den Kom. Esztergom, Komárom, Győr), Praematricum (Duna—Tisza köze = Donau—Theiss-Zwischenstromland und Mezőföld), Crisicum (Theissgebiet, nur adventiv), Szabolcsense (Nyírség), Samicum (Észak-Alföld = Nordtiefland), Transdanubicum (Transdanubien, in den Kom. Zala und Somogy).

Jugoslavia: Croatia, Podravski Piesci (Drauebene); Banat: Deliblater Steppe; Serbia (an der Donau: Kladovo, Gradiste, Usja); Bosnia, Travnik (Sendtner ex BECK Flora Bosne... I. 1903. 36) bestimmt nicht.

Romania: Crişana (Ostrand des ungar. Tieflandes); Banat: Herkulabad; Oltenia: Verciorova, Olanesti; Moldova; Dobrogea: Letea, Mamaia; cf. GRECESCU 1898. 626, PRODAN 1935. 21—24, 1939, p. 94, 1234 («*F. glauca* ssp. *Buiaea*»), SAVULESCU—RAYSS Flora Besarab. I. 36, etc.

Bulgaria, distr. Varna, Gebedze (Beloslav) (!AČHTAROV 1953 p. 10 sub *F. duriuscula*!)

Polonia. Die Angaben beziehen sich wohl auf *F. psammophila* HACKEL. (Silesia: Oppeln = Opole ex Zapalowicz 1906. 62, Tarnów cf. PODPERA l. c., KOZŁOWSKA 1925. 335)

USSR Galicia: Szkole pr. Lwow (TOMASCHEK ZBG 1866. 313); Podolia (BESSER Enum. pl. Podol. 1822. 5 sub *F. glauca* sec. KRETSCHETOWITSCH et BOBBROW 516), Stanislawow, Tarnopol, Kamenez-Podolsk; Volhynia: z. B. Rowno. Cf. STANKOW-TALIEW 1025. Diese Angaben beziehen sich ebenfalls wohl auf *F. psammophila*, während die aus der Nordukraine (Kiew, Tschernigow cf. SCHMALHAUSEN 1886. 690) event. zur *F. polesica* gehören.

Hybrida: *F. vaginata* × *sulcata*: *F. firma* et *interjecta* Vetter

*F. vaginata* × *pseudovina*: *F. hackelii* Beck (non St. Yves)

*F. vaginata* × *rubra*: *F. teyberi* et *neilreichiana* Vetter

*F. vaginata* × *sulcata* × *rubra*: *F. trigenea* Vetter

cf. VETTER Verh. Zool. Bot. Ges. 1915. (146—169), 1916. (123—134), 1917. (171—187), Austria inferior, Slovakia (Moravske pole).

*F. vaginata* wächst vor allem auf kalkreichen, warmen, trockenen, lockeren Sandböden, als dominante und kennzeichnende Art der Assoziation *Festucetum vaginatae*, aber auch auf kalkarmen Sandsteppen mit *Corynephorus* (*Festuceto vaginatae-Corynephoretum*), seltener in den einjährigen Pioniersandgesellschaften (*Brometum tectorum*), auch in Sandsteppenwiesen (*Festucetum*

*sulcatae* nebst Konsoziationen *Festucetum strictae* und *Chrysopogonetum grylli*) und Sandtrockenweiden (*Potentillo arenariae-Festucetum pseudovinae*).

Früher hat man (so auch Soó: 1951. 923) die (*ssp*) *dominii* für die azidophile, die typische *F. vaginata* für die basophile vikariante Pflanze gehalten. Nach unseren neuesten biometrischen Untersuchungen gibt es keine bestimmte Grenze zwischen den beiden Sippen, eine ununterbrochene Reihe führt von der typischen *vaginata* einerseits zu grossblütigen und breitblättrigen (*var. incrassata*), anderseits zu langbegrannnten Formen (*var. dominii*, bes. zu der extremen *f. mamaiae*). Da die (*F.*) *dominii* auch kein eigenes Areal besitzt, sondern oft gemischt mit dem Typus und der Übergangsform (*f. mucronata*) vorkommt, kann man ihr höchstens den Rang einer Varietät zugeben.

Die Blätter sind meist 9 (–10) nervig, etwa 60% der geprüften Pflanzen, dagegen war 15% 7(–8) nervig, ebenso 15,5% 11–12-nervig, nur ganz wenig (4 Exempl.) 13–14-nervig. Über die Struktur der Blattepidermis (auch der *F. glauca ssp. pallens*) vgl. HORÁNSZKY 1954. 61–88, bes. Taf. VI–IX.

### Exsiccata.

(\* = *f. mucronata* ! = *var. dominii*) Oft wird die Länge der Granne angegeben.

*Austria inf.*, Vindobonae: Türkenschanze (DOLLINER\*, FREYN, JURATZKA, ROTH) Weinhaus (BRAUN F. E. A. H. 279 SCHOTT cum\*, ! 0,0–0,4 mm, Müllner *var. incrassata*), St. Pölten (HACKEL)

*Moravia*, Hodonin (Göding): Rohatec (LAUS, OTRUBA, WEBER! 0,1–0,5 mm), Bzenec: Liderovice-Rohatec (OTRUBA F. Boh. Slov. E. 536 !–1 mm)

*Slovakia*, Marchfeld: Playecký Štvrtok-Detreköcsütörtök (DEGEN\*, ! 0,1–0,2, selten –0,5 mm), Šaštín-Sasvár (SCHEFFER! 0,1–0,8 mm), Bursky Svätý Peter-Burszentpéter (SCHEFFER\* 0,0–0,2 mm *f. ciliolata*), Lozorno (GÁYER), Dévénytő (SCHEFFER), Kuchyna (Konyha)–Playecký Štvrtok (DOMIN F. ČS. E. 120, orig. *F. Dominii*! 0,8 mm), Kutý–Čary (SILLINGER F. ČS. E. 121! 0,7 mm).

*Hungaria*, *Matricum*, Bakony-Geb., Kom. Veszprém: Fenyőfő (JÁVORKA), Bakony-szentlászló (LENGYEL) – Vértes-Geb., Kom. Fejér: Mór (BOROS! 0,2–0,5 mm), Pákozd (BOROS), Kom. Komárom: Kőhányáspuszta, Bokod «Öregtő» Oroszlány «Csáki váralja» (BOROS), Kom. Esztergom: Dorog (GRUNDL) – Pilisgebirge, Kom. Esztergom: Pilismarót (ANDREÁNSZKY, HORÁNSZKY\*, ! 0,0–0,5 mm), Kom. Pest: Pilisszentiván (BOROS, DEGEN, JÁVORKA – FILARSZKY F. Hung. E. 290, Soó\*, ! et *f. ciliolata*, 0,0–0,5 mm) Békásmegyer (SIMONKAI), Buda (SADLER): «Hármashatárhegy» (MARGITTAI, ob von dort?); Gödöllő (MAGYAR, Soó) Medves-Geb., Kom. Nógrád: Bárna «Nádasvölgy» (BOROS! 0,2–0,4 mm).

*Arrabonicum*, Kleine Tiefebene, Kom. Győr: Győr (POLGÁR et\*), Bőny (POLGÁR\*) Gönyű–Ivánháza (BOROS! 0,5 mm), Ferencháza (BORHIDI\*), Győrszentiván (BORHIDI *f. valida* 0,3), Kom. Esztergom: Kenyérmező (BOROS, FEICHTINGER! 0,3–0,5 mm).

*Praematricum*, Donaugebiet, Mezőföld, Kom. Fejér: Tárnok (SZABÓ), Kom. Tolna: Paks, Máriatelep (BOROS), Kom. Somogy: Siófok (BOROS, Soó et\*) – Donau–Theiss-Zwischenstromland, Kom. Pest: Szentendre-Insel, Horány (ANDREÁNSZKY, BOROS, É. KOVÁCS, Soó partim *var. incrassata*), Göd–Sződ (BERNÁTSKY – KÜMMERLE), Veresegyháza (Soó), Csömör (STAUB), Pest (BORBÁS, FREYN, STAUB): Káposztásmegyer (BOROS, KÜMMERLE – JÁVORKA, THAISZ partim *var. incrassata* et *f. valida*), Rákos (BORBÁS, CZAKÓ, DEGEN, KOVÁTS, LYKA, SIMONKAI et\*, ! 0,0–0,5 mm), Rákospalota (DEGEN\*), Rákosszentmihály (BORBÁS Herb. Norm. 5574 et\*), Városliget (CZAKÓ), Pestszentlőrinc (PÓCS), Soroksár (DEGEN\*), Csepel-Insel (BOROS, DEGEN Gram. Hung. 34 et *var. incrassata*, JÁVORKA, Soó, SZEPESFALVY, TAUSCHER, THAISZ et\*), Szigetszentmiklós (BOROS, TAUSCHER\*), Dunaharaszti (KÁRPÁTI\*), Ócsa, Farnos (Soó), Alsódabas (BOROS – HUSZ), Örkény (TIMKÓ), Vasad «Ballamajor», Alberti



— «Pilisi-erdő» (BOROS et\*), Pótharasz-pusztá (ANDREÁNSZKY, JÁVORKA), Gyón, Illancs-pusztá (JÁVORKA) — Kom. Bács-Kiskun : Kecskemét (BOROS, DEGEN, RICHTER), Szabad-szállás (DEGEN), Bugac (THAISZ) «Nagyerdő» (JÁVORKA), Kelebia-Palics (PRODAN\*), Szabadka-Subotica (PRODAN) — Kom. Csongrád : Horgos, Szeged, Királyhalom, Csongrád (LÁNYI), Atokháza (LÁNYI, THAISZ).

*Crisicum*, Theissgebiet. Szolnok. (PÓCS).

*Szabolcsense*, Nyírség. Kom. Hajdú-Bihar : Debrecen «Haláp» (JÁVORKA, SOÓ\*), «Pac-erdő» (SOÓ\*), Hosszúpályi (SOÓ\*), Debrecen — Hajdúsámson (FELFÖLDY\*), Kom. Szabolcs-Szatmár : Oros «Nyirjes» (UBRIZSY *f. valida* 0,5 mm), Kállósemlyén «Mohostó» (BOROS, SOÓ! 0,5 mm), Nyírbakta «Csigarhegy» (BOROS! 0,3,06 mm), Nyírbogdán (SIMONKAI) Penészlek (BOROS) «Pecesehegy»!, «Csereerdő» (SOÓ *f. valida* 0,2—0,5 mm). Bátorliget (SOÓ *f. plusio-stachya*), Vállaj «Bódvai-e.» (BOROS et! 0,0—0,5 mm), Tornyospálca «Forgáchtanya» (BOROS 0,4—0,6 mm) Bodroghöz, Kom. Zemplén : Órös, Szomotor (MARGITTAI orig. *F. Domini* var. *Margittai* typus, — *f. mucronata* et var. *dominii* 0,0—0,5 mm). Auch Exemplare mit unterbrochenem Sklerenchymring!

*Transdanubicum*. Kom. Somogy : Mike (GAUCKLER), Somogyszob (JÁVORKA! 0,4 mm), «Rinyaerdő — Bustyerdő» (BOROS\*—!), Kutas (BOROS! 0,2—1 mm), Kom. Zala : Sormás (KÁROLYI, PÓCS et\*), Murakeresztúr (JÁVORKA—ZÓLYOMI)

Jugoslavia cf. *Praematricum*

*Delibaticum*: Deliblat (BERNÁTSKY, DEGEN, JÁVORKA, THAISZ, WAGNER et\* —! et *f. valida* 0,0—0,6 mm), Grebenac (DEGEN, HEUFFEL, MÜLLER, SIMONKAI, WIERZBICKI et\*, ! 0,0—0,6 mm), Karlsdorf (BORBÁS, JERMY var. *incrassata*), Fejértelep (BERNÁTSKY!), Duplai (SIMONKAI)

Serbia. Ramsko (ADAMOVIĆ)

Romania, Banatus Oravicabánya : Oravița (WIERZBICKI), Herkulesfürdő — Baile Herculanee (HEUFFEL, SIMONKAI).

Bulgaria, Distr. Stalin (Varna), Gebedze-Beloslav «Dikili-Tas» (Soó folia 0,60—0,75 mm diam., 7—9-nervia, spicula 3—7-flora, 4—8 mm longa, gluma fertilis 3—4—5 mm, arista 0,2—1 mm longa, \*,!)

*F. duriuscula* L. est nomen ambiguum et rejiciendum. Cf. DEGEN 1936. 545, HYLANDER 1945. 82. Unter diesem Namen fasst man meistens (so auch Krajina 1930) den Formenkreis der *F. glauca* Lam. emend. zusammen oder bezeichnet, wie HACKEL, die grünen Formen derselben (*F. intermedia* R. et Sch. Syst. II. 1817. 715). *F. duriuscula* der norddeutschen und skandinavischen Autoren ist *F. trachyphylla* (Hack) Kraj. s. dort. Einteilung:

***Festuca glauca* Lam. Enc. II. 459 (1789)**

Syn.: *F. duriuscula* var. *glauca* Gr. et Godr. — *F. ovina* var. *glauca* KOCH — *F. ovina* ssp. *glauca* Čelak. 1867, Hack. — ssp. *duriuscula* (pp) ap. HEGI I. (1908), KOZŁOWSKA (1925)

Num. chrom. (2x) : 14 (LITARDIÈRE Bull. Soc. Bot. Fr. 1923), 28 (BRANDBERG Ark. f. Bot. 33. B. No. 3. 1949), 42 (FELFÖLDY ap. Soó 1951 ssp. *pal-lens*)

ssp. *glauca* Schwz. Mitt. Thür Bot. Ges. I. 87. (1949)

Panícula brevis (—6 cm), stricta, dense conferta, glumae fertiles saepius 4,5—5 mm, glabrae vel puberulae (*f. cinerea* [Vill.] Richt.) Planta pruinosa vel viridis (var. *duriuscula* Koch—vix L) Folia diametro 0,8—0,9 mm

var. *gracilior* (Hack.) Soó (*F. ovina* subvar. *gracilior* Hack 1882) Folia 0,6—0,7 mm diametro

var. *crassifolia* Gaud. Folia 1—1,4 mm diametro, plants pruinosa vel viridis (*f. hackelii* Kraj.)

Weitere, unbedeutende Formen s. in HACKEL, A. et G. und St.-Yves.



Über *F. cinerea* Vill. s. LITARDIÈRE 1946. 105—6

*ssp. pallens* Schwz. l. c.

Syn: *F. pallens* Host Gram. Austr. II. 88 (1802) — *F. ovina subvar. pallens* Hack Mon. Fest. 95 (1882) — *F. glauca var. major* Hagenb. Fl. Basil. 87 (1821) — *F. glauca var. pallens* Richt. cf. A. et G. Syn. II. 472

Panícula longior (—10 cm), diffusa, serius contracta, glumae fertiles (3)—3,5—5 (—6) mm, glabrae vel puberulae. Planta nostra habet folia 7—9-nervia<sup>1</sup> 0,75—0,95 mm diametro, glumas acuminatas, aristatas, arista (0,2)—0,5—2,5 mm longa, spiculas 4—8-floras, 4,5—9 (—10) mm longas. Auf Grund der Analyse von 580 Ährchen bzw. 730 Blüten.

*var. longifolia* (Kraj.) Soó (*F. duriuscula var. longifolia* Kraj. 1930. 194. *F. longifolia* Thuill. Fl. Paris. 50 [1799] nec Viv. Ann. Bot. 1804. 145)

Planta elata (30—60 cm), pruinosa, rarius viridis (*f. virens* (Kraj.) Soó, *F. duriuscula subvar. virens* Kraj. l. c.), folia glabra resp. levia, rarius scabra (*f. scabrifolia* Hack, ap. Rohlena 1899 Sitzb. Böhm. Ges. Wiss. Math. Natw. Cl. 3.), rarissime culmus scaber, folia glabra (*f. pubiculmis* [Hack.] Soó, *F. duriuscula var. pubiculmis* Hackel ap. Rohlena l. c. 4)

*var. pallens* (Kraj. l. c.) (*subvar. typica* Kraj. l. c.) Planta humilior (15—30 cm), pruinosa, rarius viridis *f. stenoglauca* (Borb.) Soó (*F. pallens var. stenoglauca* Borb. 1900. 318 — *F. Csikhegyensis* Simk. MBL. V. 377. 1906), folia glabra resp. levia, rachis levis vel scaber (*f. scabens* Beck 1890. 102) Glumae glabrae, minutissime puberulae vel ciliolatae (*f. puberula* [Hack.] Soó, *F. ovina subvar. puberula* Hack 1882. 95, *F. pallens var. subpuberula* Borb. l. c.) Specimina minoriflora sunt: *subvar. slovenica* Kraj. cum formis: *rachsturnensis* et *fatrensis* Kraj. l. c. Specimina minora, panícula 2—3 cm longa: *f. depauperata* Hackel. c.

Die Grösse der Deckspelzen ändert sich an denselben Exemplaren zwischen 3 und 5 mm (z. B. Tihany leg. FELFÖLDY, Bükk-Gebirge: Örvénykő leg. ZÓLYOMI), meist aber zwischen 4 und 5 mm.

*var. pannonica* (Wulf) Soó (*F. pannonica* Wulf ap. Host Gram. Austr. IV. T. 62. [1809], — *F. ovina var. pannonica* Koch Syn. ed. I. 813. [1837], *F. duriuscula var. pannonica* Kraj. l. c. 194 — *F. pallens var. pannonica* Borb. 1900. 318, Jáv. 1924. 99.)

Planta elata (30—60 cm), pruinosa, folia levia vel puberula, 11—13-nervia, 0,9—1,3 mm diametro, panícula laxa vel  $\perp$  contracta, rachis et rami scaberriimi, glumae 4,5—5 mm longae, glabrae, minute puberulae vel ciliatae (*f. bor-*

<sup>1</sup> Etwa die Hälfte der untersuchten Exemplare (55) besitzt 7 bzw. 9. Nerven. Die kurzbegrannten Exemplare (arista 0,2—0,5 mm) nähern sich der *F. vaginata var. dominii*, sind aber davon durch die spitzeren oder mehr zugespitzten oberen Hüllspelzen zu unterscheiden, wenn auch *F. vaginata* nur stumpfliche Hüllspelzen besitzt (vgl. die Abb.). Bei Pilisszentiván unweit Budapest, wo *F. glauca* und *vaginata* sich treffen, kommen auch fast grannenlose Formen vor, die wohl hybridogenen Ursprungs sind.

*hidiana* Soó f. n.), arista 0,8—2 mm longa, spicula 5—9-flora, 6—10 mm longa. Ergänzte Diagnose auf Grund 10 Exemplare aus Ungarn. (Anderswo zweifelhaft, angegeben aus Piemont). Übergangsformen mit 7—9-nervigen, schmäleren (0,8—1 mm) Blättern.

*var. rigurosa* (Schur) Soó (*F. rigurosa* Schur! Enum. plant. Transs. 1866. 790) Praecedenti similis, sed inflorescentia glabra, folia glabra, (7—) 9—11-nervia, 0,9—1,3 mm diametro, glumae 4—5 mm longae, glabrae, arista 0,3—1,2 mm longa. Die Schurische Diagnose lässt nicht auf die bezeichnenden Eigenschaften der Sippe deuten, Beschreibung nach von SCHUR, FUSS und CSATÓ als *F. rigurosa* bestimmten Exemplaren. Endemisch in Siebenbürgen.

Weitere Synonyma und Zitate des Formenkreises von *F. glauca* s. in HACKEL 1882, A. et G. Syn. 469—474, KRAJINA 193—196, ST.-YVES 1924 33—4. Die *ssp. glauca* ist die Pflanze von West- und Südwesteuropa, *ssp. pallens* kommt aber (wohl ausschliesslich) in den Ostalpen, in der Tschechoslowakei, in Polen, Ungarn, Rumänien, sowie auf der ganzen Balkanhalbinsel, sowie in Kleinasien vor. Die ganze Art *F. glauca* fehlt in Norddeutschland, in den fennoskandinavischen Ländern sowie in der ganzen USSR (ausser der Karpatho-Ukraine, Galizien und den Kaukasusländern), in Grossbritannien vielleicht adventiv.

#### EXSICCATA. (\* : et f. *puberula*)

*Matricum*. Balatonoberland. Gyenesdiás (Soó\*), Vonyarc, Badacsonytomaj, Csobánca (JÁVORKA), Tihany (FELFÖLDY), Vöröserény (BORBÁS, JÁVORKA) — Bakony-Geb. Veszprém, Herend «Miklóspálhegy», Hajmáskér «Aszóvölgy» (JÁVORKA), Várpalota «Várvölgy» (BOROS) «Burokvölgy» (Soó) — Vértes-Geb. Vérteskozma «Fánivölgy» (BOROS, JÁVORKA, Soó\* arista 0,3—1,5 mm l.), Bodajk (ANDREÁNSZKY), Gánt «Kápolnapusztas» «Nagysomlyóhegy», Csákerény «Kölikhegy» (BOROS), Csév «Iszkahegy» (FILARSZKY — KÜMMERLE), Fehérvárcsurgó «Galyavölgy» (JÁVORKA) — Pilis-Geb. Budaer Berge (HEUFFEL, PERLAKY): «Sashegy» (BORBÁS, BOHATSCH, SIMONKAI, Soó), «Farkasvölgy» (Soó), «Ördögörom» (ANDREÁNSZKY FEKETE), «Ördögárok» (BERNÁTSKY). «Jánoshegy» (JÁVORKA, SIMONKAI), «Zugliget» (STAUB), «Guggerhegy» (BORBÁS), Budaörs (DEGEN Gram. Hung. 171), Tétényi-plató (JÁVORKA), Érd — Diód (BERNÁTSKY mit sehr dickem Sklerenchymring), «Csiki-hegyek» (BORBÁS, BOROS DEGEN, JÁVORKA, PERLAKY, SIMONKAI, Soó, z. T. \*, z. T. mehr kurz begrannt 0,2—0,5), Törökbálint «Huszonnégyökröshegy» (BOROS), Budakeszi — Perbál «Feketehegyek» (JÁVORKA\*) Solymár «Solymári-fal» (PÓCS \*, z. T. ad *var. pannonicum* verg.), «Nagykevény» (PÓCS, Soó\*, arista 2,5—3 mm), Pilisszentiván — P.vörösvár — Nagykovácsi «Kisszénás, Nagyszénás, Egyeskö» (DEGEN Gr. Hung. 172 \*, DEGEN — FLATT Gram. Hung. 33, BOROS, FILARSZKY — KÜMMERLE, JÁVORKA \*, HORÁNSZKY, Soó \*, SIMONKAI Gemischte Population, vielleicht hybridogen, Granne fehlt oder 0,1—1 mm lang), Margitliget (SIMONKAI), Csobánka «Oszolj», Pomáz «Kőhegy» (JÁVORKA \*), Berg Pilis (leg.?), Bajót (HORÁNSZKY \* arista 1—2 mm, zusammen mit *F. stricta*), Dömös «Vadállókövek» (HORÁNSZKY \*) — Karancs-Geb. Somoskőújfalu «Várhegy» (HULJÁK), Medves-Geb. «Bagolyvár» (HULJÁK) — Bükk-Geb. Szarvaskő (Soó), Bélapátfalva «Bélkő» (BUDAI, HORÁNSZKY, SIMON, Soó), «Tarkő» (BUDAI, DOMOKOS, JÁVORKA), Alsóhámor, Ómassa (BUDAI), Lillafüred «Szinjavölgy» (JÁVORKA, Soó), Dédes «Kisvár» (SIMON — JAKUCS, Soó), «Örvénykő» (ZÓLYOMI), — Tornaer Karst. Komjáti «Alsóhegy» (JAKUCS), Bódvarákó «Ostromos» (SIMON — JAKUCS, Soó) Zadiel: Szádelői-völgy (BOROS, JÁVORKA, MARGITTAI, SIROKI, THAISZ), Áji-völgy (THAISZ), an der slowakischen Seite.

*Transdanubicum*. Kőszeg: Güns (PIERS) — Die ungarischen Exemplare haben meist eine Granne von 0,8—2 mm, die nordkarpatischen sind mehr kurz begrannt (0,5—1 mm selbener 1—2 mm), ebenso aus dem Bükkgebirge und dem Tornaer Karst.

*Slovakia*. Kleine Karpathen. Devin: Dévény (DOMIN — KRAJINA Fl. C. Sl. E. 118), Plavecké Podhradie «Detrekővára» (FILARSZKY — JÁVORKA), «Vysoka, Rachsturn» (HAYEK,

SCHEFFER), Kom. Trentschin: Trenčín (BRANCSIK), Strečno (JÁVORKA, PAX), Timoradza: Timorháza (SCHEFFER), Považská Teplá: Vághéve «Manin-Schlucht» (SIMONKAI), Kom. Neutra: Nitra «Zobor» (SCHEFFER), Hrádok n. Váhom: Temetvény (SCHEFFER), Kom. Árva: Podzáмок: Árvaváralja (JÁVORKA), Kom. Turóc, Grosse Fatra: Tlsta, Blatnica (TEXTORIS), Ostri Vrh (JÁVORKA), Kom. Liptau: Ružomberok: Rózsahegy (LÁNYI), Fenyőháza: Lubochňa (PAX), Kom. Zips: Lucivna «Faba» (BOROS), Dedinky: Imrikfalva «Gerava» (LENGYEL), Stracena (FILARSZKY—KÜMMERLE, LENGYEL Gram. Hung. 428, THAISZ) — Spišska Nová Ves: Igló «Sohol-tal, Hernad-tal, Hotkóc: Szepesújvár «Drevenyik» (SIMONKAI), Maloveska: Szepeskisfalu (WOŁOSZCZAK Fl. Exs. Polon. 1017), Hrabušice: Káposztafalva (FILARSZKY—MOESZ), Sivabrada: Zsibra (GRESCHIK), Spišské Podhradie: Szepesváralja (SZEPESFALVY), Pieniny: «Dreikronenberg: Trzy Korony» (REHMANN, SIMONKAI, Soó) Kom. Gömör: Muran: Murány (FILARSZKY—KÜMMERLE, THAISZ), Dobsina «Éleskő» (CZAKÓ partim ad var. *pannonicam* verg.), Sireg: Sőreg (HULJÁK).

*Transsilvania*. Bihar-Geb. Rév-Schlucht (BOROS, MÁTHÉ, SIMONKAI, Soó), Aranyosfő. Scarisoara (THAISZ), Posaga: Padság „Scarita” (BORZA, SIMONKAI) Ungar. Autonom. Geb: Gyergyóer Alpen: Gyilkostó «Kiscshárd, Békás-Schlucht» (BOROS, JÁVORKA, Soó), Tusnádfürdő «Vártető» (JÁVORKA—KELLER\*) Homoródalmás «Vargyas-Schlucht» (BOROS) — Südkarpathen: Königstein: Királykő pr. Vladusca (SIMONKAI mit unterbrochenem Sklerenchymring) meist kurzbegrannt.

*Polonia*. Minkov pr. Kraków (Roszl. Polskie no. 399 arista 3,5—4,5 mm)

*USSR*. Carpato-Ucraina, Chust: Huszt (GYÖRGY arista 0,3 mm).

Die Exemplare aus Niederösterreich (z. B. FEAH. 1076 I.), Steiermark (z. B. FEAH. 1076 II), Slowenien bzw. Krain (Berg Nanos), Mähren (z. B. F. E. Boh. Slov. 185), Mitteldeutschland (z. B. Kyffhäuser, Harz-Geb.: Alter Stolberg leg. Soó) haben meist 1—2 (— 2,5) mm lange Grannen. Die *f. puberula* kommt auch vor (so Mähren, Nikolsburg: Mogelno).

*var. pannonica*. Hungaria, Matricum. Budaer Berge: «Zugliget» (CZAKÓ Gram. Hung. 35, BORBÁS, JÁVORKA\*) — «Széchenyi-Berg» (BERNÁTSKY—KÜMMERLE) «Sashegy (?)», Zugliget» (BORBÁS Herb. Norm. 4398), Nagykovácsi «Nagyszénás» (JÁVORKA ad typum verg.\*) — Vértes-Geb. Csókakő (JÁVORKA—MOESZ ad typum verg.) \* = *f. borhidiana*.

*var. rigurosa*. Transsilvania, Siebenb. Erzgebirge. Trescau: Torockó «Székelykő, Tilalmas» (CSATÓ, SIMONKAI, WINKLER), Poiana Aiudului: Nyírmező (CSATÓ), «Csáklyai-kő, Kecskekő» (CSATÓ, SIMONKAI) — Südkarpathen, Talmatsch: Talmács (Fuss) -Ungar. Autonom. Geb. Alsórákos «Töpe» (SIMONKAI)

*F. vaginata* ist wohl eine pannonisch (subpontische) Art, als pannonischer Subendemismus zu bezeichnen. Sie wurde oft verkannt und einerseits mit dem montanen Formenkreis der sog. «*F. durisuscula*» = *F. glauca* oder anderseits mit anderen psammophilen bzw. Tiefland-Sippen verwechselt, wie auch die *F. glauca* Lam. selbst. Die Abgrenzung gegen diese Kleinarten, bes. gegen *F. psammophila* ist schwer, auch eine Vergleichung mit reichem Material von *F. beckeri* HACKEL ist nötig, da die langbegrannten grossblütigen Formen («*F. Dominii*») der *F. psammophila* HACKEL<sup>1</sup> sehr nahe stehen. Nach KRAJINA (l. c. 201) letztere ist «planta pruinossima, panicula 2,5—12 cm longa, spicula magnae, 3—8-florae, 5,6—9,3 mm longae, gluma sterilis superior 3,3—4 mm

<sup>1</sup> *F. psammophila* HACKEL ap. ČELAK. Prodr. Fl. Böhm. IV. 721. 1881. emend. KRAJINA l. c. 196 (FRITSCH 1897. 64). Syn.: *F. ovina* var. *glauca* subvar. *psammophila* Hack. Mon. Fest. 96. 1882, *F. glauca* ssp. *psammophila* ČELAK. l. c. Schw. l. c. 1949.



longa, acuminata, gluma fertilis 3,6—4,5 mm longa, aristata, arista (0,3—0,5—1,2 mm longa, laminae foliorum 9—11-nerviae, 0,6—1,05 mm diametro», diese Angaben stimmen aber fast vollständig mit der erweiterten, auf Grund von fast 100 Exemplaren gefassten Diagnose der *F. vaginata* überein. Ebenso die von DANNENBERG-MARKGRAF (1937. 95—96.) mitgeteilten Dimensionen und Blattquerschnitte. Die Areale berühren sich fast in Mähren, sonst wächst die *F. psammophila* HACKEL in Mährisch-Schlesien, Central-Böhmen, Schlesien, in der Mark Brandenburg bis Magdeburg ferner in NW- (Soldin: Mysliborz) und S-Polen (Olkusz, Sandomierz, Janow, Jedrzejów; Rosl. Polskie no 400), aber auch in Galizien (USSR): Lwów, Rawa Ruskaja, Kremenez usw. Wird auch aus Holland angegeben. Vgl. KOZŁOWSKA 1925. 335. und bes. DANNENBERG-MARKGRAF l. c. 90—120 Karte p. 98. Die Assoziation von *Festuca psammophila*-*Koeleria glauca* wurde von KLIKA (1931) und LIBBERT (1932) aus Böhmen bzw. der Mark Brandenburg eingehend beschrieben.

Die in Nord- und Nordosteuropa, aber auch in Nordwesten verbreitete sandbewohnende verwandte Art ist *F. polesica* Zapal,<sup>1</sup> die von den Seeküsten Englands (?) Belgiens und Hollands (*F. glauca* auct.) über die Ostseeküste bis in Fennoskandinavien (Dänemark, Schweden, Finnland) und Nordostrussland bzw. zum mittleren Wolgagebiet verbreitet ist. So kommt sie in Norddeutschland, Pommern, Poznan, Gdansk, im ehem. Ost- und Westpreussen, Litauen, Lettland, Estland, Karelrien, in der Kola-Halbinsel, ferner in den Distrikten von Kaliningrad (Kurische Nehrung),<sup>2</sup> Leningrad, Kalinin, Moskwa, Iwanowo, Kostroma, Gorki, Mohilew, Smolensk, Tula, Rjasan, Tambow, Penza, Uljanowsk, Kuibyschew, Kursk, Woronesch, Saratow, Molotow, der Tataren-Republik, ferner in Polesien: Pinsk-Kowel vor, doch bezieht sich ein Teil der Angaben eventuell auf *F. psammophila* (im SW) oder *F. beckeri* (im SO) Cf. KOZŁOWSKA l. c. 336, HYLANDER 1953. 256, KRETSCHETOWITSCH et BOBROW 1934. 508, STANKOW—TALIEW 1926, MAJEWSKI 1954. 787. Arealkarte: HULTEN Atlas över växternas utbredning i Norden 1950, nr 240.

<sup>1</sup> *F. polesica* Zapal. Bull. Acad. Polon. 1905. 303 (*F. ovina* var. *glaucescens* Link Hort. Berol. II. [1833.] 266 — *F. ovina* var. *sabulosa* Anderss. Pl. Scand. II. Gram. 23 [1852] — *F. sabulosa* Lindb. f. Schedae ad. Pl. Finl. exs. 23 [1906] — *F. ovina* var. *glauca* subvar. *caesia* Hackel Mon. 95. [1882] an etiam *F. caesia* Sm. Engl. Bot. tab. 1917 [1808]? — *F. ovina* ssp. *Beckeri* var. *caesia* St.-Y. ap. Litard. Bull. Soc. Bot. Belg. LV. 104. 1923, subvar. *eucaesia* St.-Y. 1928. 339. [excl. loc. nat.], subvar. *polesica* Litard. 1946. 107. — *F. duriuscula* auct. Fl. Ross. — *F. glauca* auct. scandiv. et Fl. Ross. p. maj. p.)

Num chrom. (2x): 14 (LÖVE Bot. Notiser 1944). Die Angaben von BRANDBERG Ark. f. Bot. 33. B. No. 3. beziehen sich auf *F. vaginata*, da ihr Exemplar aus Debrecen stammt. *F. beckeri* hat 2x: 28, s. dort.

<sup>2</sup> Die von mir im ehemaligen Ostpreussen (nördlich von Königsberg: Cranz, auf der Kurischen Nehrung bei Rositten und bei Patersort), zwischen Danzig und Zoppot und in Lettland (bei Ogre unweit von Riga) gesammelten Exemplare haben 7-nervige, 0,7—0,85 mm dicke Blätter, 3,5-blütige 4—7 mm lange Aehrchen, 3—5 mm lange Deckspelzen mit 1—1,5 (—2) mm langen Grannen. Der Sklerenchymring ist ununterbrochen, gleich stark, seltener etwas zerrissen.



Die dritte Art aus der Verwandtschaft der *F. vaginata* ist *F. beckeri* HACKEL<sup>1</sup>, eine pontisch-aralokaspische Art, die zuerst von den Steppen bei Sarepta (=Krasnoarmeisk) entdeckt, später aber von Jenotajewsk und Astrachan und aus Kasachstan: Bukejewsche Steppe (Roshevitz in FEDTSCHENKO 1928. 204) ferner aus den Rayonen von Tschkalow, Stalingrad, Rostow, Stalino, Saporoschje und Nikolajew, sowie aus der Moldau-Republik bekannt wurde (vgl. STANKOW-TALIEW l. c., HEIDEMANN 1954. 418) Hierzu gehören wohl alle die Angaben, die als *ssp. Beckeri var. eu-Beckeri*, *var. caesia* und *subvar. Rogevitzii* aus dem Aralo-Kaspischen Gebiet bzw. Kasachstan von SAINT-YVES 1929. 338—340 veröffentlicht sind. Auch in Nordkaukasien (Anapa), geht gegen Osten bis Westsibirien (Südl. Irtysch-Gebiet), nach der Flora SSSR. l. c. Aus der Dobrogea und der Donaudelta wurden von PRODAN *F. vaginata*, *F. psammophila*. und als neue Sippen *F. pallens ssp. arenicola* und *mamaiae* angegeben, die aber Formen von *F. vaginata* (vielleicht aber auch von *F. beckeri*, bes. die *mamaiae*, mit langen [1,5 mm] Grannen) darstellen. Doch erwähnt PRODAN bei seinen neuen Rassen 11 Blattnerven, während *F. beckeri* (nach dem Bild von St.-Y.) nur 7 besitzt.

Der Sklerenchymring ist bei der *F. vaginata* nie unterbrochen, meist gleichmässig stark (etwa 60% der untersuchten Exemplare), aber oft etwas ungleichmässig verlaufend, wie bei *F. stricta* Host.

*Festuca stricta* Host Gram. Austr. II. tab. 86. (1802) (Syn.: *F. ovina ssp. sulcata var. stricta* Hack. Fest. 107. 1882 — *subvar. stricta* Mgf.-Dbg. 1950. — *F. vallesiaca ssp. stricta* A. et G. ex Hegi I. 334. — *F. duriuscula var. stricta* Schur En. pl. Transs 1866. 787. — *var. rigidifolia* Borb. Budapest 1879. 52, *F. pallens var. rigidifolia* Borb. Vasmegye 1887. 160).

#### Diagnosis<sup>2</sup>:

Planta viridis, rarius parum pruinosa. Lamina foliorum setacea vel juncea, diametro (0,45—) 0,50—0,60 (—0,70) mm × (0,65—) 0,70—1,00 (—1,10) mm, 5—7-nervia, intus 3-costata, stricta, scabra vel minute puberula, vaginis imis breviter puberulis, annulo sclerenchymatico plus-minus continuo vel interrupto, stratis sclerenchymaticis inaequalibus (rarius magis aequalibus) vel fasciculis (5—7) crassiusculis praedita. Panicula (3,2—) 4,5—8 (—9) cm longa, contracta, stricta, rachi et ramis scabris. Spiculae (3) 4—6 (7)-florae, (5—) 6—8 (—8,5) mm longae. Gluma sterilis superior 3,5—4,2 (4,8) mm longa, elliptico-lanceolata, acuta vel acuminata. Gluma fertilis (3,5—) 4—4,8 (—5,2)

<sup>1</sup> *F. beckeri* HACKEL Mon. Fest. 210. (1882) resp. A. et G. Syn. II. 465. (1900). (*F. ovina ssp. Beckeri* HACKEL l. c. 83, 100 — *F. ovina var Beckeri* Schmalh. Fl. jugo-Ross. II. 642. [1897] — *var. eu-Beckeri* St.-Y. 1924. 34 -*subvar. Rogevitzii* St.-Y. 1928. 339.) Die Synonymik bei LITARDIERE 1945. 107 ist irreführend. Num. chrom. [2x]: 28 (nach BRANDBERG 1948, Exemplar aus Ashabad, und LEWITZKY et KUZMINA Bull. Appl. Bot. 33. 1927.)

<sup>2</sup> Auf Grund der anatomischen Struktur von 48 Exemplaren und der Messungen von 95 Blüten bzw. Ährchen.

mm longa, aristata, arista (0,8—) 1—2,5 (—3,2) mm longa, —scabra vel puberula, raro ciliolata (*f. horánszkyana* Soó f. n.) Numerus chromosomarum : ?

*var. polita* Hack. in Heldr. Herb. Graec. No. 1398. (*var. glaberrima* Hack. ap. Deg. 1936. 545.) Lamina foliorum glabra resp. levia. E Croatia, Montenegro, Albania et Graecia indicata.

Eine kritische Art, die der *F. trachyphylla* sehr nahe steht und mit der öfters vereinigt wurde. Die Beschreibung und Unterscheidung bei DANNENBERG (1. c.) stimmt nicht. Der Sklerenchymring ist meistens unterbrochen, mit 5, seltener 7 Bastbündeln (26 von den 48 untersuchten Exemplaren), oder stark ungleichmässig verlaufend (17 Exempl.), selten ziemlich gleichmässig und stark (5 Exempl.), so nähert der *vaginata*-Gruppe, hat aber spitze obere Hüllspelzen und rauhe Blätter. Die Blätter haben aber öfters 7 (36 Exempl.) als 5 (6 Exempl.) Nerven, doch sind die österreichischen Pflanzen mehr fünf-, die ungarischen mehr siebennergig. Ebenso haben die ungarischen sandbewohnenden *F. stricta* Formen kurzbegrannte Deckspelzen (arista (0,5—) 0,8—1,8 (—2,0) mm), die österreichischen Felspflanzen sind langbegrannt (arista 1—3,2 mm). Es ist möglich anzunehmen, dass sowohl *F. stricta*, wie die anderen, zwischen den Gruppen *ovina-duriuscula* und *valesiaca-sulcata* stehenden Taxa, wie *F. trachyphylla*, *F. callieri*, *F. duvalii* ursprünglich hybridogen sind, dann stammt die österreichische *F. stricta* von *F. glauca* ssp. *pallens* und der *sulcata*-Gruppe, die ungarische Sandpflanze *F. stricta* dagegen von *F. vaginata* und der *sulcata*-Gruppe. Ebenfalls können wir *F. trachyphylla* als *F. polesica* — *F. ovina*, *F. duvalii* als *F. glauca* ssp. *glauca* — *F. valesiaca* und die noch kaum bekannte *F. makutrensis* Zapal. (*F. ovina* ssp. *makutrensis* Kozl.) als *F. pseudovina* — *F. ovina* bezeichnen usw. Die Analyse des primären Bastardes *vaginata* × *sulcata* aus dem Marchfelde gibt folgende Angaben: Sklerenchymring ungleich, aber ununterbrochen, Blätter 0,7—0,8 mm dick, 7—8-nervig, Deckspelze 3,5—4 mm lang mit 2 mm langer Granne; sie entspricht ziemlich gut unserer *F. stricta*, die Struktur der Blattepidermis ist aber nicht identisch. Eine ausführliche Beschreibung und Analyse der Blattepidermis von *F. stricta* (und *trachyphylla*) s. HORÁNSZKY 1954. 69—71, der, wie schon früher ZÓLYOMI (ex verbis) den Gedanken der hybridogenen Abstammung aufwirft. Vgl. noch KOZŁOWSKA 1925. 339 (fig. 6), die übrigens alle Taxa der *F. ovina* spec. coll. durch die Anpassung den Lebensbedingungen der verschiedenen Pflanzengesellschaften entstehen liess. Dieselbe Meinung kündigte ich auch seit 30 Jahren an, so in der Erklärung der Entstehung der sog. saisonpolymorphen Sippen wie im allgemeinen der Formen bzw. Ökotypen polytypischer Arten.<sup>1</sup> Jedenfalls darf man aber die psammophile Rasse als *var. hungarica* Soó unter-

<sup>1</sup> Soó Syst. Monogr. d. Gatt. *Melampyrum* Repert. spec. nov. XXIII. 388—397. 1926. — Die umgestaltende Wirkung der künstlich veränderten Lebensbedingungen auf die Pflanzen. Acta Bot. Hung. I. 179—192. 1954.

scheiden: foliis plerumque 7-nervis, glumis brevius (0,5) 0,8—1,8 (2) mm aristatis.

*Area*: Austria inferior (Vindobonae, Burgenland), Slovakia (Marchfeld? Košice = Kassa?), Hungaria (Pilis-Gebirge, Budapest, Donau-Theiss Zwischenstromland, Kőszeg), Jugoslavia (Istrien, Kroatien?, Serbien, Montenegro, Banat: Deliblater Sandsteppe), Romania (Lugoj, Siebenbürgen: Sibiu = Hermannstadt cf. SCHUR ap. HACKEL Mon. Fest. 107, andere Standorte unsicher, Dobrogea), Italia (Südtirol, Görz), Anatolia, Syria, Armenia, Algeria — nach ST. YVES 1929. 357. *F. stricta* ist in Ungarn meist eine Sandpflanze, sie bildet eine Konsoziation des *Festucetum sulcatae danubiale*, kommt aber auch in *Festucetum vaginatae* vor. Sie wächst auf trockenem, lockerem, warmem Sand oder Schuttboden, als eine basophile, pannonisch-balkanische Art. Um Wien, im Burgenlande (Rechnitz, Bernstein, Lockenhaus nach BORBÁS Vasmegeye . . . flórája 1887. 160) wie bei Kőszeg kommt sie in Trockenrasen vor, aber auch auf kalkreichen Felsensteppen.

*Exsiccata. (\* : f. horánszkyana cum typo.*

*Austria inf.*, Vindobonae: Gaisberg (WIESBAUR), Perchtoldsdorf (OSTERMEYER), Baden (BRAUN\*) Folia 0,6—0,95 mm, panicula 3,2—7,5 cm, arista 1—3,5 mm longa.

*Hungaria, Praematricum.* Budapest: Káposztásmegyer (FILARSZKY—JÁVORKA, HORÁNSZKY\*), Rákos (CZAKÓ, DEGEN sub *F. glauca* var. *scabrifolia* Gram. Hung. 179), Csepel (DEGEN l. c., SIMONKAI, THAISZ), Pestszentlőrinc (PÓCS), Isaszeg (M. KOVÁCS) Folia 0,65—1,05 mm panicula (3,5) 4—9 mm, arista (0,5) 0,8—1,8 (2,5) mm: var. *pannonica*.

*Matricum.* Pilis-Geb., Kom. Esztergom: Bajót (HORÁNSZKY, folia 0,75—0,85 mm, arista 1—1,2 mm),

Banatus. Deliblát (JÁVORKA, WAGNER) Folia 0,4—0,9 mm, panicula 6—13 cm, arista 1,5—2 mm longa. JÁVORKA hat diese Pflanze als primären *F. vaginata* × *sulcata* Bastard gedeutet.

*Montenegro.* Maglič (ROHLENA folia 0,8—0,9 mm, panicula 4—7 cm, arista 3,5 mm, scler. fasc. 7).

*Festuca trachyphylla* (HACKEL) KRAJINA (Syn: *F. trachyphylla* KRAJINA Acta Bot. Boh. IX. 190. (1930. — *F. ovina* var. *duriuscula* subvar. *trachyphylla* Hack. 1882. 91. — *F. ovina* var. *trachyphylla* Mgf.-Dbg. 1950. — *F. duriuscula* var. *trachyphylla* Richt. Pl. Eur. I. 94— *F. duriuscula* auct. scandin. et Fl. Europae mediae p. p.) Cf. HYLANDER 1945. 81—2. 1953. 236.

Num. chrom. (2x) 28,42 (BÖCHER Bot Notiser 1947) 42 (NAKAJIMA Japan. Journ. of Gen. 1930, BRANDBERG Ark. f. Bot. 33. 1949)

*Diagnosis*<sup>1</sup>

Planta glaucescens vel viridis (*f. virens* Hyl.), non pruinosa. Lamina foliorum setacea vel juncea, diametro (0,35—) 0,40—0,70 (—0,75) × (0,65—) 0,75—1,10 (—1,20) mm, 7-nervia (rarissime 5-vel 9-nervia), intus 3-costata, scabra vel puberula, vaginis imis breviter puberulis, annulo sclerenchymatico interrupto, fasciculis (3—) 5—7 crassiusculis, raro annulo plus-minus continuo inaequali. Panicula (3,5—) 5—10 cm longa, contracta, magis densa, rachi et ramis scabris. Spiculae (3) 4—8 (9)-florae, (5—) 6—10,5 (—12) mm. longae. Gluma sterilis

<sup>1</sup> Auf Grund der anatomischen Struktur von 16 Exemplaren und der Messungen von 180 Blüten.



superior 3,5—5 mm longa, elliptico-lanceolata, acuminata. Gluma fertilis 3—6, saepius 4—5 mm longa, aristata, arista (1,5—) 2—3 (—3,5—4) mm longa, scabra vel hirta resp. ciliata (*f. pubescens* HACKEL) Numerus chromosomorum : 28, 42.

*F. trachyphylla* steht der *F. stricta* sehr nahe, wie aus der obigen Beschreibung, hervorgeht, die Blätter sind seitlich mehr zusammengedrückt, die Rispe mehr locker, der Sklerenchymring fast immer unterbrochen, nur selten mehr oder minder geschlossen, ungleichmässig verlaufend (4 von den 18 untersuchten Exemplaren), so nähert mehr der *vallesiaca*-Gruppe, auch sind die oberen Hüllspelzen oft noch mehr zugespitzt, die Grannen länger (nur selten unter 2 mm). Vgl. DANNENBERG 1938. 59—63. (Analyse und Querschnitte vieler Exemplare aus der Schweiz.)

Eine nordische Pflanze, verbreitet in den skandinavischen Ländern, Deutschland, Polen, der Tschechoslowakei (Böhmen-Mähren), der Schweiz, der U. S. S. R. (Galizien, Ostpreussen, Baltische Länder), wohl auch in Holland, Belgien, England (adventiv), auch in Norditalien. In Deutschland häufiger im Norden, seltener in Thüringen, Bayern, Württemberg, Baden usw.<sup>1</sup>

Arealkarte HULTEN Atlas. 1950. No. 243.

Der Gruppe mit unterbrochenem Sklerenchymring gehört noch *F. duvalii* (St.-Y.) Mgf.-Dbg.<sup>2</sup> foliis pruinosis, scabris, 7— [9] —nervis, die aus der Rheinpfalz, Thüringen, Polen, Podolien, Nord-Italien angegeben wird. Cf. DANNENBERG 1937. 92. 6., HYLANDER 1953. 256. KOZŁOWSKA 1925. 333. DANNENBERG lehnt den Gedanken einer hybridogenen Abstammung ab.

*Festuca callieri* Mgf. in Hayek Prodr. Fl. Balc. III. 278. 1933. (*Syn* : *F. sulcata* var. *Callieri* Hackel in Dörfner Herb. Norm. no. 3392, subvar. *eu-Callieri* St.-Y. Candollea III. 348. 1929. — ? *F. ovina* var. *Mrkvickana* Stoj. Fl. Bulg. 1948. 154—*F. pseudovina* f. *Mrkvickana* Acht. Bull. Inst. Bot. Bulg. III. 1953. 22—24 sec. fig.)

Planta pruinosa. Lamina foliorum setacea 0,35—0,55 × 0,55—0,85 mm diam., intus 3-costata, 5— [7] nervia, scabra, vaginis glabris, annulo sclerenchymatico continuo inaequali vel interrupto, fasciculis 5 [7] praedita. Panicula laxa, 3—6 [9] cm longa, rachi et ramis scabris. Spiculae 3—7-florae, 5,5—9 mm longae. Gluma sterilis superior 4—5 mm, ± acuminata, gluma fertilis (3—) 4—6 mm, aristata, — arista 1,8—4 mm — glabra vel scabriuscula, raro ciliolata, resp. hirta (*f. ganeschinii* St.-Y. 1932. 108. — *F. Ganeschinii* Drobow Trav. Mus. Bot. Acad. XIV. 1915. 175)

<sup>1</sup> Untersuchte Exemplare : Moravia, Letovice (PODPERA); Helvetia, Zermatt (PAUL) Silvaplana (PAUL); Italia, Torino (FERRARI); Bavaria, Nürnberg (GROSS, KAULFUSS, *f. pubescens*); Borussia, Mark Brandenburg : Prenzlau (HEILAND), Berlin «Grünwald» (Soó), Sperenberg (ZÓLYOMI); Suecia, insula Gotland : Visby (FRIES), Wärendland : Awika (KJELLGREN), S. Burlov (BRANDT).

<sup>2</sup> *F. Duvalii* (St.-Y.) Mgf.-Dbg. Verh. Bot. Ver. Brandenburg, 1937. 94 — *F. ovina* ar. *vale siaca* subvar. *Duvalii* St.-Y. 1924. — *F. ovina* ssp. *Duvalii* Kozl. 1925. 337.



Kontinental-mediterrane Art, die von Griechenland (Patras, Saloniki) über Albanien, Bulgarien (s. unten), Thrazien (Konstantinopel), Anatolien, Georgien, Persien, Turkestan bis zum Tien-Schan-Gebirge, ferner nach Syrien und Libanon verbreitet ist, ebenso auf der Krim-Halbinsel, von dort beschrieben. Nach ST.-YVES (1932) auch in den Gouv. Woronesch, Pensa, Uljanowsk, Kuibyschew, Astrachan, im Nordkaukasus und Sibirien (Distr. Akmolinsk). Steht nach St. Y. zwischen *F. vallesiaca* und *F. stricta*. Weitere Formen: *subvar. conferta* St.-Y. Bull. Soc. Bot. Fr. 1924. 37 und *subvar. Bourgei* Hack. ap. Boiss. Flora Orient. V. 188. 618. (*f. aristata* St.-Y.) aus Asien. Cf. ST.-YVES 1928. 348—351 (die Fig. zu schematisch). V. 108. Bessere Fig. in FEDTSCHENKO 1928. 206.

Die für die Flora Bulgariens neue Art fand ich in den prachtvollen Waldsteppenwiesen der Reservation Ostriza um 1200 m im Golo-Brdo Gebirge bei Dimitrovo, in der *Asphodeline taurica-Onosma taurica* Ass. (alle drei aus der Krim bekannt gewordene Arten!). Ebenso wächst sie in den Steppenwiesen mit viel *Asphodelus albus* des Berges Gradiste (Lülin-Geb.) um 950 m oberhalb von Vladaja, wohl dieselbe Pflanze fand T. SIMON auf dem Sokolez um 1600 m bei Borovec am Fusse des Rila-Gebirges. Diagnose auf Grund der gesammelten Exemplare und des Originals von HACKEL. (Krim: Sudak, leg. CALLIER!) Die Art wird in der FSSR. unter *F. Ganeschinii* nur aus Asien erwähnt.

Zusammensetzung der Assoziation *Asphodeline taurica-Onosma taurica* am S—SW Hange des Berges Ostriza (Bedeckung 85—100%, Neigung 10—20°)  
3 Aufnahmen 3. VI. 1954 (Soó), 11. VII. 1954 (SIMON)

<i>!Asphodeline taurica</i> .....	2—4	1	1—2
<i>!Onosma taurica</i> .....	2—3	2	1—2
<i>Carex humilis</i> .....	2	1—2	1
<i>Agropyrum cristatum</i> .....	1	1	1
<i>!Bromus lacmonicus</i> .....	1—2	1	—
<i>Chrysopogon gryllus</i> .....	—	1	—
<i>Diplachne serotina</i> .....	—	—	1
<i>Festuca callieri</i> .....	1	—	—
<i>Koeleria gracilis</i> .....	—	—	1
<i>Poa badensis</i> .....	—	1	—
<i>P. bulbosa</i> .....	—	(1)	—
<i>Melica ciliata nebrodensis</i> .....	—	—	1
<i>Stipa capillata</i> .....	—	—	1
<i>S. eriocaulis</i> .....	1—2	—	1
<i>!Genista involucrata</i> .....	—	1	—
<i>G. triangularis</i> .....	(1)	—	—
<i>G. trifoliata</i> .....	(1)	—	1
<i>Hyssopus angustifolius</i> .....	—	—	1
<i>Teucrium chamaedrys</i> .....	—	—	1
<i>T. montanum</i> .....	—	—	1
<i>Thymus acicularis</i> .....	3	4	1
<i>Helianthemum canum</i> .....	1	1	1
<i>Artemisia alba canescens</i> .....	—	(1)	—
<i>Pulsatilla grandis</i> .....	(1)	—	1
<i>Sedum ochroleucum</i> .....	—	1	—
<i>Potentilla tommasiniana</i> .....	(1)	—	—
<i>Filipendula vulgaris</i> .....	(1)	—	—

<i>Sanguisorba minor</i> .....	—	(1)	—
! <i>Anthyllis aurea</i> .....	1—2	—	1
<i>A. vulneraria polyphylla</i> .....	1	—	1
<i>Ferulago meoides</i> .....	—	(1)	1
<i>Trinia kitaibelii</i> .....	1	—	1
<i>Asperula montana</i> .....	—	—	1
<i>Galium purpureum</i> .....	—	—	1
<i>G. lucidum</i> .....	—	—	1
<i>Geranium sanguineum</i> .....	—	—	1
<i>Linum hirsutum</i> .....	—	—	1
<i>L. austriacum</i> .....	(1)	—	—
<i>L. tauricum</i> .....	1	—	—
<i>Euphorbia rupestris</i> .....	1	—	1
<i>Cynynchum fuscatum</i> .....	—	(1)	1
<i>Cerinth minor maculata</i> .....	1	—	—
<i>Onosma visianii</i> .....	—	(1)	—
<i>Ajuga chia</i> .....	1	—	1
<i>Sideritis montana</i> .....	—	—	1
<i>Stachys recta</i> .....	—	—	1
<i>Verbascum uromovi</i> .....	—	(1)	—
<i>Pedicularis petiolaris</i> .....	—	(1)	—
<i>Globularia aphyllanthes</i> .....	1	1	1
<i>Plantago argentea</i> .....	1	—	1
! <i>Alyssum cf. rhodopeum</i> .....	1	1	1
<i>Campanula macrostachya</i> .....	—	—	1
<i>Asyneuma anthericoides</i> .....	—	—	1
! <i>Achillea aizoon serbica</i> .....	1—2	—	—
<i>A. clypeolata</i> .....	1(—3)	1	1
<i>Anthemis montana delicatula</i> .....	1	1	1
<i>Carduus leiophylus</i> .....	1	—	—
<i>Centaurea chrysolepis</i> .....	1	1	1
! <i>C. salonitana lilinica</i> .....	—	—	1
<i>C. micrantha australis</i> .....	1	—	1
<i>Crupina vulgaris</i> .....	—	—	1
<i>Inula ensifolia</i> .....	—	—	1
<i>I. oculus-christi</i> .....	1	1	—
<i>Jurinea mollis</i> .....	1	1	1
<i>Hieracium villosum</i> .....	—	(1)	—
<i>Leontodon asper</i> .....	—	—	1
<i>Scorzonera hispanica</i> .....	1	—	—
<i>Tragopogon pterodes</i> .....	1	—	—
<i>Hypericum rumelicum</i> .....	1	1	1
<i>Dianthus pelviformis leucolepis</i> .....	1	—	—
<i>Gypsophila glomerata</i> .....	(1)	—	1
<i>Saponaria bellidifolia</i> .....	(1)	—	—
<i>Silene fabaroides</i> .....	—	—	1
<i>Minuartia setacea</i> .....	1—2	—	—
<i>Scleranthus dichotomus</i> .....	—	1	—
<i>Thesium divaricatum</i> .....	—	—	1
<i>Allium flavescens</i> .....	—	—	1
<i>Anthericum ramosum</i> .....	—	—	1
<i>Muscari tenuiflorum</i> .....	1	—	1
<i>Ornithogalum cf. umbellatum</i> .....	—	1	—
! <i>Tulipa uromovi</i> .....	—	(1)	—
<i>Hyacinthus leucophaeus</i> .....	(1)	—	1
<i>Iris sintenisii</i> .....	—	(1)	1
<i>I. reichenbachii</i> .....	(1)	—	1

Lichenes: *Aspicilaria contorta*, *Verrucaria nigrescens*, *V. nivalis* (sec. Ö. SZATALA). Zahlen in Klammern bedeuten, dass die Art in der Ass., aber ausserhalb der Aufnahme notiert wurde. ! = mutmassliche Charakterarten der

Ass., die wohl einem noch nicht näher bekannten ostmediterrän-kontinentalen (pontisch-mediterranen) Verbands gehört. *F. callieri* kommt auf der Ostriza auf Kalk, dagegen im Lilingebirge auf Andesit vor (A—D: 2—3), in der Gesellschaft von *Bromus fibrosus* (3), *Poa bulbosa* (2), *Avenastrum pubescens*, *Carex caryophyllea*, *Potentilla argentea* (2), *P. recta laciniosa*, *Fragaria viridis* (2), *Astragalus chlorocarpus*, *Trifolium campestre*, *Lathyrus setifolius*, *Vicia lathyroides*, *Ferulago meoides*, *Galium verum* (2), *Teucrium chamaedrys* (2), *Thymus glabrescens*, *Stachys recta*, *Satureja patavina*, *Verbascum thapsiforme*, *V. formanekii*, *V. phoeniceum*, *Linaria genistifolia*, *Veronica jacquinii*, *Plantago lanceolata*, *Erysimum canescens* (—2), *Alyssum alyssoides* (—2), *Viola kitabeliana*, *Achillea crithmifolia* (—2). *Carduus candicans*, *Inula oculus-christi*, *Senecio vernalis*, *Silene subconica*, *Scleranthus dichotomus* (—2), *Minuartia verna*, *Ornithogalum tenuifolium*, *Muscari tenuiflorum*, *Iris reichenbachii* etc.

Diese Gesellschaft wurde von GANTSCHOFF (Rastitelnata pokrivka na istotschnija djäl na Ljulina planina, 1952) als *Poa bulbosa* var. *vivipara-Festuca pseudovina* Ass. beschrieben (S. 120—127, vgl. Tab. 24 col. 3—5 vom Berge Gradiste). Über die Flora von Golo-Brdo vgl. STOJANOFF und ACHTAROFF Mitt. Naturw. Inst. Sofia IX. 1936. 135—146.

## 1. ANHANG

### Charakterisierung einzelner Arten auf Grund der Blattepidermis

Von

A. HORÁNSZKY

Die Ober- und Unterseite des Blattes unterscheiden sich scharf. An der Unterseite des Blattes (d. h. an seiner äusseren Fläche) ist die Wand der Grundgewebezellen dicker und gewellt ( $l_1$ ). Zwischen diesen befinden sich Zellenpaare aus verkieselten und verkorkten Zellen. Die verkieselte Zelle ist im allgemeinen kugelförmig (S), die verkorkte kürzer als breit, und gekrümmt (Z). Sie bedeckt die verkieselte Zelle kappenförmig. An der Unterseite des Blattes befinden sich aus schmäleren Zellen bestehende Streifen, gemäss der Ausbildung der Sclerenchymbündel. In diesen Streifen sind die Trichomengebilde häufig, die die Rauheit der Blätter bewirken.

Den Blattrand bildet eine aus verschiedenen Trichomen bestehende Reihe. Dann folgt ein Übergangsstreifen, der noch die Eigenschaften der Unterseite zeigt, aber da erscheinen schon auch die für die Oberseite charakteristischen Zellen.

An der Oberseite (d. h. an der inneren Fläche) des Blattes sind — beiderseits der Gelenkzellenreihen — Streifen aus Spaltöffnungen. Zwischen diesen befinden sich Streifen aus Grundgewebezellen und Trichomen. An der Ober-

seite des Blattes sind die verkorkten Zellen in grösster Mannigfaltigkeit zu finden. Ihre Bezeichnung ist im allgemeinen Z (s. oben); die gekrümmten, deren Länge fast so gross ist wie die Breite:  $Z_1$ ; häufig sind auch die dreieckigen Zellen, deren Länge die Breite übertrifft:  $Z_2$ ; ferner die etwa quadratischen:  $Z_3$ , und die Zellen in Form eines gestreckten Rechteckes:  $Z_4$ . Die Wand jeder dieser Zellen kann gerade oder in verschiedenem Ausmasse gewellt sein. Die Trichomengebilde zeichnen sich durch eine überaus grosse morphologische Vielfalt aus. Man findet Typen, deren lange Basis in der Epidermis liegt, während ihre Spitze Parallel zur Epidermis in Freien verläuft ( $P_1$ ), solche von mittlerer Länge, die sich im Bogen langsam verjüngen und in eine Spitze auslaufen ( $P_2$ ), ferner kegelförmige, etwas nach unten gebogene Trichomen ( $P_3$ ), solche mit breiter Basis, die sich wellenförmig krümmen, und sich in die Länge verjüngen ( $P_4$ ). Schliesslich gibt es auch ganz kurze kegelförmige, sich nach verschiedenen Richtungen krümmende Trichomen ( $P_5$ ).

#### Die untersuchten Exemplare sind folgende:

1. *Festuca stricta* Host: Baden, leg. BRAUN.
2. *Festuca stricta* Host var. *hungarica* Soó: Budapest. Káposztásmegyer leg. HORÁNSZKY.
3. *Festuca trachyphylla* (Hack) Krajina: Berlin, Spreenberg, leg. ZÓLYOMI.
4. *Festuca callieri* (Hack.) Mgf.: Krim: Sudak, leg. CALLIER.
5. *Festuca callieri* (Hack.) Mgf.: Bulgarien, Golo-Brdo, leg. SOÓ.

#### *Festuca stricta* Host.

Die Unterseite des Blattes besteht aus den Elementen  $l_1$ —S—Z. Den Sclerenchymbündeln gemäss bilden sich Streifen aus schmäleren Zellen aus, in denen  $P_3$  Trichomen erscheinen.

Den Blattrand bildet eine Reihe der  $l_1$ — $P_1$  oder  $l_1$ — $P_3$  Elemente. An der Oberseite 4 Gelenkzellenreihen, daneben Streifen mit Stomata. Die Trichomen der Oberseite sind im allgemeinen zu Paaren stehende  $P_4$  Elemente. Die verkorkten Zellen befinden sich meistens neben Trichomen oder Spaltöffnungen (vom Typ  $Z_1$ ,  $Z_2$ ,  $Z_4$ ) zerstreut, ihre Wand ist gerade oder höchstens schwach gewellt.

#### *Festuca stricta* Host var. *hungarica* Soó

Bau der Ober- und Unterseite des Blattes ist in den wichtigsten Zügen dem vorigen gleich, aber in allen Dimensionen kleiner. Die verkorkten Zellen sind an der Oberseite in allen Typen dicht zu finden, ihre Wand ist meist stärker gewellt. An der Oberseite sind  $P_2$  Trichomen dominant. Die dimensionellen Unterschiede veranschaulicht die folgende Tabelle:



Tabelle

	<i>F. stricta</i>	<i>F. stricta</i> var <i>hungarica</i>
Länge der Stomata		
Mittelwert .....	43 $\mu$	31,6 $\mu$
Extremwerte .....	40—47,5 $\mu$	29,5—35 $\mu$
Trichomenlänge der Oberseite		
Mittelwert .....	102 $\mu$	66,25 $\mu$
Extremwerte .....	60—168 $\mu$	(10—) 42,5—90 $\mu$
Breite der Grundgewebezellen der Oberseite in den Streifen mit Stomata		
Mittelwert .....	15,5 $\mu$	8,1 $\mu$
Extremwerte .....	14—18,5 $\mu$	7,5—8,3 $\mu$
in den Streifen mit Trichomen		
Mittelwert .....	14 $\mu$	10,8 $\mu$
Extremwerte .....	12,5—17,5 $\mu$	7,5—12,5 $\mu$

*Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina

Aufbau der Unterseite ist den vorigen gleich. Den Blattrand bilden sehr lange Trichomen (230  $\mu$ , 120—288  $\mu$ ). In den Übergangsstreifen befinden sich viele verkorkte Zellen in verschiedensten Typen.

An der Oberseite sind 4 Gelenkzellenreihen ausgebildet. Die Trichomen kommen in grosser Mannigfaltigkeit in verschiedenen Längen (vom Typ  $P_2$  bis  $P_5$ ) vor. Daneben sind verkorkte Zellen, besonders vom Typ  $Z_1$  und  $Z_3$ . Länge der Stomata in Mittelwert 37,5  $\mu$  mit Extremwerten von 35—40  $\mu$ .

*Festuca callieri* (Hack.) Mgf.

Die Epidermis ist der von *F. stricta* ähnlich, im Übergangsstreifen mit vielen verkorkten Zellen (vom Typ  $Z$ ,  $Z_1$ ,  $Z_4$ ), die sind immer neben den Trichomen zu finden. Trichomen der Oberseite vom Typ  $P_2$  und  $P_4$ , daneben sind verkorkte Zellen selten, vom Typ  $Z_2$ ,  $Z_3$ ,  $Z_4$ . Länge der Stomata im Mittelwert 32,4  $\mu$ , mit den Extremwerten von 24—35,6  $\mu$ .

Die anatomische Struktur der Original Exemplare aus der Krim, sowie derjenigen aus Bulgarien sind mehr oder minder identisch.

## 2. ANHANG

## Übersicht der pannonisch-subpontischen Sandsteppengesellschaften

Verband *Festucion vaginatae* Soó 1929, 342. 1940, 35

(Eu-Festucion vaginatae, Festucion vaginatae basiphilum et neutrophilum [p. p.] ŠMARDÁ 1953)

(Unterverband *Bromion tectorum* Soó 1940 l. c)

1. Ass. *Brometum tectorum* (KERNER 1863) BOJKO 1934, Soó 1939, 95

(*Bromus squarrosus-tectorum* ass. Soó 1929, 345 mit Aufzählung der Charakterarten, aber ohne Liste) (Trespen-Formation KERN)

- a) *B. t. secaletosum* Soó 1939, PÓCS 1954 (*B. t. danubiale* HARGITAI 1940, *Bromus tectorum-Secale silvestre* ass. HARGITAI 1940, ZSOLT 1943.

- b) *B. t. cynodontetosum* Soó 1939, HARGITAI 1940, ZSOLT 1943 (*Cynodon dactylon* ass. MAGYAR 1933)

- c) *B. t. delibaticum* Soó nom. nov. (*Corispermato-Polygonetum arenariae* STJEPANOVIČ-VESELIČIČ 1953, 24)

Unterverband *Festucion vaginatae* Soó s. str. (Hauptassoziation *Festucetum vaginatae* KNAPP 1942)

2. Ass. *Festucetum vaginatae danubiale* (RAPAICS 1923) Soó 1929, 342—345, HARGITAI 1940, ZSOLT 1943, PÓCS 1954, KÁRPÁTI I. 1954

- a) *F. v. salicetosum rosmarinifoliae* Soó (1929 sol. nom.) 1939, 91., HARGITAI 1940. (*Salicetum rosmarinifoliae* MAGYAR 1933)

- aa) *F. v. holoschoenetosum* Soó 1939 l. c., HARGITAI 1940

- b) *F. v. stipetosum capillatae* (MAGYAR) Soó (1929 sol. nom.) 1939, (*Festucetum vaginatae Stipa capillata subass.* MAGYAR 1933)

- c) *F. v. normale* (*Festucetum vaginatae Festuca vaginata subass.* MAGYAR 1933)

- d) *F. v. stipetosum joannis* (= *pennatae*) (KERNER 1863) Soó (1929 sol. nom.) 1939, 92. (*Stipa*-Formation KERNER, *Festucetum vaginatae Stipa joannis subass.* MAGYAR 1933)

- e) *F. v. fumanetosum* (MAGYAR) Soó 1939 (*Festucetum vaginatae Fumana vulgaris* [= *procumbens*] subass. MAGYAR; bunte Flechten-Fazies ZÓLYOMI et ZSOLT 1943, *Festuca vag.* — *Helianthemum fumana* ass. ŠMARDÁ 1953).

- f) *F. v. juniperetosum* Soó (1929 sol. nom.) 1939 = *Junipereto-Populetum albae* Soó et ZÓLYOMI 1950 *festucetosum vaginatae* p. p.

- g) *F. v. populetosum* Soó (1929 sol. nom.) 1939 = *Junipereto-Populetum albae* ... p. p.

- h) *F. v. calamagrostetosum* Soó (*Calamagrostidetum epigeios* HARGITAI 1940)

2. b. Ass. *Festucetum vaginatae arrabonicum* (Soó 1940 sol. nom.) BORHIDI 1955

3. Ass. *Festuceto (vaginatae)-Corynephorretum* Soó ap. Aszódi 1936, 98 Soó

1939. 90. (*Festucetum vaginatae tibiscense* Soó l. c. — *Festuca vaginata-Corynephorus canescens* ass. Soó 1940)  
 b) *F.—C. caricetosum stenophyllae* Soó 1939
3. b. Ass. *Festuceto-Corynephorum danubiale* Soó nom. nov. (*Festucetum vaginatae danubiale corynephoretosum* Soó 1939, HARGITAI 1940)
3. c. Ass. *Festuceto-Corynephorum arrabonicum* BORHIDI 1955 ined.
3. d. Ass. *Festuceto-Corynephorum moravicum* Soó nom. nov. (*Festuca vaginata-Dianthus serotinus* ass. KLIKA 1935., *Festuca vaginata* ssp. *dominii-Corynephorus* ass. Soó 1940, *Festuca dominii-Dianthus serotinus* ass. KRIPPEL 1954. 639)
3. e. Ass. *Festuceto-Corynephorum croaticum* (SOKLIČ) nom. corr. (*Corynephoreto-Festucetum vaginatae croaticum* SOKLIČ 1943. 22)
4. *Festucetum vaginatae delibaticum* (Soó 1929, 1940 sol. nom.) STJEPANOVIC-VESELICIC 1953. 30 (*Festuca vaginata-Koeleria glauca* ass. ST.-VES., *Corispermum nitidum-Polygonum arenarium* ass. ST.-VES. 24 Herbstaspekt!)
- a) *fumanetosum*, b) *typicum*, c) *muscetosum*, d) *stipetosum joannis* (= *peninatae*) ST.-VES. 1953. 34—42
5. *Festucetum vaginatae bulgaricum* Soó = *Festuca vaginata-Lepidotrichum üchtritizianum* ass. Soó ass. nova  
 Bulgarien, distr. Stalin (Varna), nördlich von Beloslav (Gebedze), Sandsteppe von Dikili-tas, 3 Aufnahmen von 25 m<sup>2</sup>, 8. VI. u. VII. 1954 (Soó, SIMON) Bedeckung 10—40 %.

## Verbandscharakterarten

<i>Festuca vaginata</i> .....	1—3	V	<i>Alyssum prodani</i> .....	1—3	IV
( <i>mucronata et dominii</i> ) .....			<i>Lepidotrichum üchtritizianum</i> .....	1	III
<i>Bromus tectorum</i> .....	1—3	III	<i>Matthiola tristis</i> .....	1	II
<i>Secale silvestre</i> .....	1—2	II	<i>Centaurea euxina</i> .....	1	III
<i>Holoschoenus romanus</i> .....	1—2	II	<i>Silene pontica</i> .....	1	II
<i>Ephedra distachya</i> .....	1	I	<i>S. frivaldszkyana</i> .....	1	I
<i>Astragalus varius</i> .....	1	III	<i>Allium margaritaceum</i> .....	1	I
<i>Syrenia cana</i> .....	1	II	<i>Thymus zygoides</i> .....	1	II
<i>Kochia laniflora</i> .....	1	I			
<i>Corispermum nitidum</i> .....	1	I	Begleiter		
<i>Polygonum patulum</i> .....	1	I			
			<i>Stipa pennata</i> s. l. ....	1	I
			<i>Linaria genistifolia</i> .....	1	I
Assoziationscharakterarten bzw. Differential-			<i>Cuscuta arvensis</i> .....	1	I
arten gegen die pannonischen Assoziationen			<i>Artemisia scoparia</i> .....	1	I
<i>Aegilops triuncialis</i> .....	1	I	<i>Chondrilla juncea</i> .....	1	I
<i>Psilurus aristatus</i> .....	1	I	<i>Leontodon asper</i> .....	1	I
<i>Verbascum glanduligerum</i> .....	1	II	<i>Minuartia setacea</i> .....	1	I
			<i>Spergula arvensis</i> .....	1	I



# Verband *Festucion sulcatae* Soó (1929) 1940

(*F. valesiacae* KLIKA 1929—1901 p. p.)

1. *Ass. Festucetum sulcatae danubiale* Soó 1939. 92, HARGITAI 1940, ZSOLT 1942 (*Festucetum sulcatae* MAGYAR 1933)  
 Cons. *Chrysopogonetum grylli* (KERNER) Soó 1939, HARGITAI 1940 (*Polinia*-Formation KERNER 1863)  
 Cons. *Festucetum strictae* PÓCS 1954. 288.  
*F. s. calamagrostetosum* Soó (*Calamagrostis epigeios* ass. MAGYAR 1933)
2. *Festucetum sulcatae tibiscense* Soó 1939. 99, 1955.  
 Cons. *Chrysopogonetum grylli (tibiscense)* Soó l. c.
3. *Festucetum sulcatae deliblasticum* Soó (1940 nom nud.) = *Koelerieto-Festucetum wagneri* STJEPANOVIČ-VESELIČIČ 1953. 48  
 a) *typicum*, b) *stipetosum capillatae* ST.-VES.  
 c) *salicetosum rosmarinifoliae* Soó nom. nov. (*Salicetum rosmarinifoliae* : *Salix rosmarinifolia-Holoschoenus vulgaris* ass. ST.-VES. 74)
3. b. *Chrysopogonetum pannonicum* STJEPANOVIČ-VESELIČIČ 1953. 53 rectius *deliblasticum* Soó, anne magis cons. *Festuceti sulcatae delibastici*.
4. *Potentillo-Festucetum pseudovinae* Soó 1940, 1950. (*Festucetum pseudovinae* [BOJKO 1934, Soó, ap ASZÓD 1936], *potentillosum arenariae* Soó 1929. 101. — *Festuca pseudovina-Potentilla arenaria* ass. Soó 1940 — *Potentilletum arenariae* BOJKO 1933 — *Festuca pseudovina-Carex stenophylla* ass. WENDELBERGER 1954)  
 P.—F. ps. *caricetosum supinae* Soó (1939)  
 P.—F. ps. *cynodontetosum* Soó (*Cynodontetum* BOJKO 1934)
4. b. *Festuceto-Potentilletum arenariae (deliblasticum)* ST.-VES. 1953. 65 emend. Soó  
 a) *festucetosum wagneri*, b) *festucetosum valesiacae*, c) *cynodontetosum* ST.-VES. 1953. 68—71

Allen Mitarbeitern, die mir durch die vielen mühsamen biometrischen Untersuchungen und Zeichnen zur Hilfe gestanden sind, so cand. biol. T. SIMON (auch für die zönologischen Aufnahmen), Dr O. BORSOS, A. HORÁNSZKY, E. KOVÁCS, M. KOMLÓDI, A. BORHIDI, P. JUHÁSZ-NAGY, S. SZILÁGYI spreche ich meinen aufrichtigsten Dank aus. Ebenso Akademiemitglied B. ZÓLYOMI, Direktor der Bot. Abt. d. Naturhist. Museums und Prof. A. BOROS, für die Ausleihung des *Festuca*-Materials.

## SCHRIFTTUM

### 1. FESTUCA-LITERATUR

- ACHTAROV, B.: Rodt Festuca L. (Vlasatka) v. Bulgarija. (Bulgarisch mit deutsch. Res.: Die Gattung Festuca L. [Schwingel] in Bulgarien). — Bull. Inst. Botan. Acad. Bulg. d. Sc. 3. (1953) 3—89.

- DANNENBERG, I.: *Festuca psammophila* Krajina, ihr verwandschaftlicher Zusammenhang und ihre Stellung in der Flora und Vegetation der Mark Brandenburg. — Verh. Botan. Ver. Prov. Brandenburg, 77. (1937) 90—120.
- DANNENBERG-MARKGRAF I.: Die Gattung *Festuca* in den Bayerischen Alpen. — Ber. Bayer. Bot. Ges. 28. (1950) 195—211.
- DANNENBERG, I.: Über einige kritische Formen in der nordöstlichen Schweiz. — Ber. d. geobotanischen Forschungsinstitut Rübel, 1938. 51—64.
- HACKEL, E.: *Monographia Festucarum europaeorum*. — Kassel—Berlin, 1882.
- HACKEL, E.: Zur Kenntnis der *Festuca*-Arten, mit besond. Berücksichtigung des Kitaibelschen Hebars. — Természetrázi Füzetek, 2. (1888) 273—297.
- HORÁNSZKY, A.: Die Kenntnis der *Festuca*-Arten auf Grund der Blattepidermis. — Acta Botanica Acad. Scient. Hung. 1. (1954) 61—87.
- HOST, N. TH.: *Icones et descriptiones graminum austriacorum*. 1—4. (1801—1809) Tab. 400.
- KOZŁOWSKA, A.: La variabilité de *Festuca ovina* L. en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la Petite Pologne. — Bull. Acad. Polon. Cl. Mathém. Natur. Sér. B. 1925, 325—377.
- KRAJINA, V.: Adnotationes ad species generis *Festuca* in Flora Cechoslovenica exsiccata. — Acta Bot. Bohem. 9. (1930) 184—220.
- LITARDIÈRE, R. de : Contribution à l'étude du genre *Festuca*. — Candollea, 10. (1945) 103—146. Bull. Soc. Bot. Belg. 55. (1923) 92—133, 149—154.
- SAINT-YVES, A.: Les *Festuca* de la Section Eu-*Festuca* et leurs variations dans les Alpes Maritimes. — Ann. Cons. et Jard. Bot. Geneve, 17. (1913) 1—218.
- SAINT-YVES, A.: *Festucarum varietates novae*. Bull. Soc. Bot. Fr. 71. (1924) 28—43, 118—135.
- SAINT-YVES, A.: Tentamen. Claves analyticae *Festucarum Veteris Orbis*. — Revue Bretonne de Bot. 1927, 1—124.
- SAINT-YVES, A.: Contribution à l'étude des *Festuca* (subgen. Eu-*Festuca*) de l'Orient, Asie et région méditerranéenne voisine. — Candollea 3. (1928) 321—466.
- SAINT-YVES, A.: *Festucaceae novae*. — L. c. 5. (1932—34) 101—141.
- VETTER, J.: Neue Pflanzenhybriden, neue Formen und neue Standorte. — Verh. Zool. Bot. Ges. 65. (1915) 146—169. — Neue *Festuca* Hybriden. — L. c. 66. (1916) 123—134. — Neue *Festuca* Hybriden, neue Standorte. — L. c. 67. (1917) 171—187.

## 2. FLORENWERKE

- ASCHERSON-GRÄBNER : Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 2. 1. (1900) 453—564.
- BECK, G.: Flora von Niederoesterreich. 1890, 94—104.
- BORBÁS, V.: Die pflanzengeographischen Verhältnisse der Balaton-Seegegend. — 1907. (Ung. Ausg. 1900, 318.)
- BORZA, A.: *Conspectus Florae Romaniae regionumque affinium*. 1947. 12—14.
- CIFFERI—GIACOMINI: *Nomenclator Florae Italicae*. 1. 1950, 39—41.
- CLAPHAM—TUTIN—WARBURG: *Flora of the British Isles*. 1952, 1424—27.
- DEGEN, Á.: *Flora Velebitica*. 1. 1936, 543—554.
- DOMIN, K.: *Plantarum Cechoslovakiae enumeratio*. 1935 (Preslia 13—14.) 34—36.
- DOSTÁL, R.: Květena Č. S. R. 1949—1951, 1932—1951.
- FEDTSCHENKO, B. A.: *Flora Rossiae Austro-Orientalis* 2. 1928, 197—207.
- FLORI, A.: *Nuova Flora Analitica d'Italia* 1. 1923, 133—140.
- FRITSCH, K.: *Excursionsflora von Österreich*. Ed. 1. 1897, 62—68. Ed. 3. 1922, 668—664.
- GRECESCU, D.: *Conspectul Florei României*. 1898, 625—631.
- GROSSHEIM, A. A.: *Flora Kavkasa*. 1. 1928, 115—119.
- HAYEK, A.—MARKGRAF, F.: *Prodromus Florae peninsulae Balcanicae*, 3. 1932—33, 275—292.
- HEGL, G.: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 1. 1908, 327—354. Ed. 2. 1936, 428—456.
- HEIDEMAN, T. S.: *Opredelitel rastenij Moldawskoj SSSR*. 1954, 416—418.
- HYLANDER, N.: *Nomenklatorische und systematische Studien über nordische Gefäßpflanzen*. — Uppsala Univ. Arsskrift, 1945 : 7, 81—83.
- HYLANDER, N.: *Nordisk Kärnväxtflora* 1. 1953, 255—257.
- JÁVORKA, S.: *Magyar Flóra*, 1924—25, 96—104.
- KRETSCHETOWITSCH et BOBROW in KOMAROW-SCHISCHKIN *Flora SSSR*. 2. 1934, 497—535.
- MAJEWSKI, P. F.: *Flora srednij polosi evropejskoj SSSR*. 1954, 784—789.
- NYÁRÁDY—SOÓ: *Kolozsvár és környékének flórája*. (Flora von Klausenburg u. Umgebung) 1941—44, 73—79. (1941).

- PODPERA, I.: Květena Moravy. 3. 1928, 134—169.
- PRODAN, J.: Conspectul Florei Dobrogei. 1. 1935, 21—29.
- PRODAN, J.: Flora pentru determinare si descrierea plantelor ce cresc in România. — Ed. 2 1939—40, 1. 92—101, 1234—1235.
- RECHINGER, K. H.: Flora Aegea. 1943. 781—784.
- ROUY-FOUCAUD-CAMUS: Flore de France. 14. 1913, 200—230.
- SCHINZ—KELLER—THELLUNG: Flora der Schweiz. 1. 1923, 74—79, 2. 1914, 36—38.
- SOÓ, R.—JÁVORKA, S.: A magyar növényvilág kézikönyve. (Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt.) 1951, 920—926.
- STANKOW—TALIEW: Opređelitel rastenij evropeiskoj tschasti SSSR. 1949, 1024—1028.
- SZAFER—KULCZINSKI—PAWLOWSKI: Rostliny Polskie. Ed. 2. 1953, 920—926.
- ZAPALOWICZ, H.: Conspectus Florae Galiciae criticus. 1. 1906, 58—72.
3. ZÖNOLOGISCHE ARBEITEN (ZUM ANHANG)
- BOJKO, H.: 1934. Die Vegetationsverhältnisse im Seewinkel. 2. Beih. Bot. Cbl. 51. 2. 600—747.
- BORHIDI, A.: 1955. Die Steppen und Wiesen auf Sand der Kleinen Ungarischen Tiefebene. Acta Botan. Acad. Scient. Hnng. 2. inedita.
- HARGITAI, Z.: 1940. Die Vegetation von Nagyörös. 2. Die Sandpflanzengesellschaften. Botan. Közl. 37. 205—240. (Ungar. m. deutsch. Zufsgg.)
- KÁRPÁTI, I. et KÁRPÁTI, V.: 1954. The Aspects of the Calciphilous Turf (*Festucetum vaginatae* danubiale) in the Environs of Vácrátót in 1952. Acta Bot. Acad. Scient. Hung. 1. 89—124.
- KERNER, A.: 1863. Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck.
- KLIKA, J.: 1931. Die Pflanzengesellschaften und ihre Sukzession auf den entblößten Sandböden in dem mittleren Elbetale. Sbornik Československé Akad. Zemedelské. 6. A. 277—303.
- KLIKA, J.: 1934. Die Pflanzengesellschaften des Sandbodens des Marchfeldes in der Slowakei. Beih. Bot. Cbl. 42. 2. 1—16.
- KRIPPEL, E.: 1954. Die Pflanzengesellschaften auf Flugsandböden des slowakischen Teiles des Marchfeldes. Aichinger Festschrift. 1. 635—645.
- LIBBERT, W.: 1932. Die Vegetationseinheiten der neumärtischen Staubeckenlandschaft. II. Verh. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 75. 229—348.
- MAGYAR, P.: 1933. Die pflanzensoziologischen Grundlagen der Sandaufforstung. Erdészeti Kísérletek. (Forstliche Versuche.) 35. 139—227. (Ungar. m. deutsch. Zufsgg.)
- PÓCS, T.: 1954. Die Vegetation des Akademischen Waldes in Rákoskeresztúr. Botan. Közl. 45. 283—295. (Ungar. m. deutsch. Zufsgg.)
- RAPAICS, R.: 1923. A növények társulása. (Pflanzengesellschaften.) Term. Tud. Közl. 55. 329—335. (Ungar. m. erster Fest. vag. Aufnahme.)
- ŠMARDÁ, I. Príspevek k poznání rostlinných společenstev přesypových pisku na jižním a jihozápadním Slovensku. Biologia [Bratislava] 8. 1953. 497—525.
- SOÓ, R.: 1929. Die Vegetation und die Entstehung der ungarischen Puszta. Journal of Ecology. 17. 329—350.
- SOÓ, R.: 1930. Über Probleme, Richtungen und Literatur der modernen Geobotanik. Die Pflanzensoziologie in Ungarn. Magy. Biol. Int. munkái (Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst. Tihany) 3. 1—51. (Ungar.)
- SOÓ, R.: 1939. Sand- und Alkalisteppenassoziationen des Nyírség. Botan. Közl. 36. 98—108. (Ungar. m. deutsch. Zufsgg.)
- SOÓ, R.: 1940. Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. Nova Acta Leopoldina 9. 56. 1—50.
- SOÓ, R.: 1954. Bátorliget növényvilága. (Die Pflanzenwelt von Bátorliget) in Székessy: Bátorliget élővilága 17—57 (nur ungarisch).
- SOÓ, R. 1955. La végétation de la reservation Bátorliget. Acta Botan. Acad. Scient. Hung. 1. 301—334.
- STJEPANOVIĆ—VESELIČIĆ, L.: 1953. Vegetation de Deliblatska Pescara. Monogr. Inst. d'Ecol. et de Biogéogr. 4. 1—113. (Serbisch m. franz. Zufsgg.) (La végétation des sables de Deliblato).
- SOKLIČ, I.: 1943. Die Pflanzenwelt des Sandbündengebiets Podravski Piesci in Kroatien. Hrvatskog sumarskog lista. 67. 1—34. (Kroatisch m. deutsch. Zufsgg.)
- WENDELBERGER, G.: 1954. Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. Festschrift Aichinger 1. 573—634.
- ZSOLT, J.: 1943. Die Vegetation der Donau-Insel Szent-Endre. Index Horti Botanici Univ. Budapest. 6. 1—20. Tab. 1—7.



Abb. I.



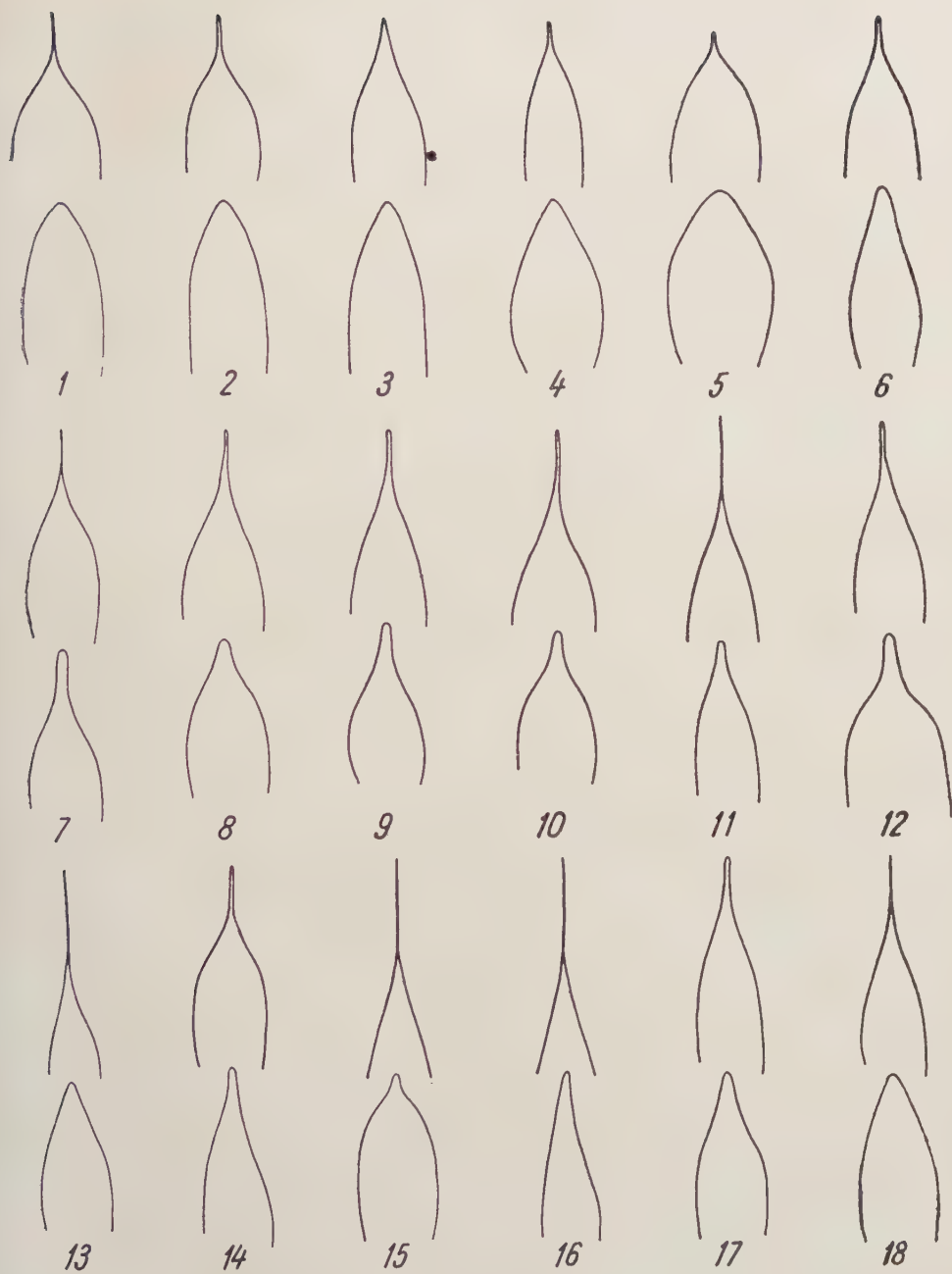


Abb. 2.

## Tafel I. Blattquerschnitte. Vergrößerung :

## Tafel II. Deckspelzen und obere Hüllspelzen

1. *Festuca vaginata*. Marchfeld : Kuty—Cary (Sillinger v. *dominii*)
2. *Festuca vaginata*. Transdanubien, Somogy : Kutas (Boros v. *dominii*)
3. *Festuca vaginata*. Nyírség, Debrecen : Haláp (Soó v. *mucronata*)
4. *Festuca vaginata*. Ungar. Mittelgebirge, Pilisszentiván (Filarszky—Jávorka mit ungleichem Sklerenchymring)
5. *Festuca vaginata*. Bulgarien, Dikili-tas (Soó f. *mucronata* — v. *dominii*)
6. *Festuca vaginata*. Grosse Tiefebene, Csepelinsel (Tauscher var. *incrassata*)
7. *Festuca stricta*. Wien : Gaisberg (Wiesbaur)
8. *Festuca stricta*. Grosse Tiefebene : Káposztásmegyer (Horánszky v. *hungarica*)
9. *Festuca stricta*. Grosse Tiefebene : Pestszentlőrinc (Pócs v. *hungarica*)
10. *Festuca stricta*. Grosse Tiefebene : Csepelinsel (Degen sub «*scabrifolia*»)
11. *Festuca trachyphylla*. Berlin : Grunewald (Soó)
12. *Festuca trachyphylla*. Brandenburg : Sperenberg (Zólyomi)
13. *Festuca trachyphylla*. Italien : Torino (Ferrari)
14. *Festuca polesica*. Ostpreussen : Patersort (Soó)
15. *Festuca callieri*. Krim : Sudak (Callier, originale!)
16. *Festuca callieri*. Bulgarien : Golo-Brdo bei Dimitrovo (Soó f. *ganeschini*)
17. *Festuca glauca* ssp. *pallens*. Ungar. Mittelgebirge, Bükk ; Örvénykő (Zólyomi)
18. *Festuca glauca* ssp. *pallens*. Ungar. Mittelgebirge : Pilisszentiván (Soó f. *puberula*)

## ИССЛЕДОВАНИЯ FESTUCA

Р. ШОО

## Резюме

При систематической разработке группы *Festuca ovina* можно придерживаться двух противоположных точек зрения. Согласно одной точки зрения вся группа рассматривается как один вид, и отдельные таксономические единицы причисляются к этому виду, в то время как по другой, последние обозначаются как небольшие виды бинарными названиями. Несмотря на то, что автор на основании переходов признает правильность первого взгляда, он все же снабжает отдельные таксономические единицы ввиду их геоботанического и практического значения бинарными родовыми названиями. Формы с прерванным кольцом склеренхимы или же формы с особыми пучками склеренхимы происходят по всей вероятности в качестве неотенических форм из типов с непрерывным кольцом склеренхимы. Повидимому, небольшие виды группы *Festuca ovina* образуются и изменяются согласно действию жизненных условий различных растительных сообществ. Проводимые в настоящее время эксперименты имеют целью подтвердить условия и способы изменений. (Например, на затенной опытной площади кольцо склеренхимы листьев *F. glauca* разлагается на пучки).

Автор излагает форменные круги нижеследующих видов, сообщая их описание, синонимы, разновидности и формы, а также их географическое распространение и разрабатанный материал гербариев.

*F. vaginata* W. et K. (incl. var. *dominii* [Krajina] Soó).

*F. glauca* Lam. ssp. *glauca* и ssp. *pallens* (Host.) Schw. К последнему относится венгерская var. *pannonica* (Wulf.) Soó и трансильванская var. *rigurosa* (Schur) Soó.

*F. psammophila* Hackel.

*F. polesica* Zapal.

*F. beckeri* Hackel.

*F. stricta* Host., ее форма на Большой венгерской низменности — var. *hungarica* Soó.

*F. trachyphylla* (Hackel) Krajina.

*F. duvalii* (St.-Y.) Mgf.-Dbg.

*F. callieri* Mgf.

Виды *F. vaginata* (Район Сталин : Бебедзе) и *F. callieri* (Димитрово : горы Голо-Брдо) являются новыми для флоры Болгарии. Первый вид встречается в ассоциации *F. vaginata*—*Lepidotrichum üchtritzi*anum, а последний стал известным из

ассоциации *Asphodeline taurica*—*Onosma taurica* (Шоо, 1954). Описание ассоциации см. на стр. 202 и 210).

Из вышеприведенных видов на территории СССР распространены следующие:

*F. vaginata*? (Галиция, Подолия, Волхиния; эти данные относятся по всей вероятности к виду *F. psammophila*, в то время как данные из Северной Украины относятся к виду *F. polesica*.)

*F. glauca* ssp. *pallens* (Закарпатская Украина, Галиция, Кавказ).

*F. psammophila* (Галиция).

*F. polesica* (Прибалтийские республики, полуостров Кола, Калининградский, Ленинградский, Калининский, Московский, Ивановский, Костромский, Горьковский, Могилевский, Смоленский, Тульский, Рязаньский, Тамбовский, Пензинский, Ульяновский, Куйбышевский, Курский, Воронежский, Саратовский, Молотовский районы, Татарская республика, Полесья, причем одна часть данных может относиться к виду *F. psammophila* на юго-западе, а к виду *F. beckeri* на юго-востоке).

*F. beckeri* (Молдавская республика, Украина, Северный Кавказ, на востоке до Западной Сибири и Казахстана).

*F. callieri* (Крым, Северный Кавказ, Воронежский, Пензинский, Ульяновский, Куйбышевский, Астраханский районы, Акмолинский округ Сибири).

На таблицах 1—2 приведены поперечные сечения названных видов и картины наружной пленки и внутренней цветочной чешуи.

В приложении 1. дается описание *A. Хорански* структуры эпидермиса *F. stricta*, *trachyphylla* и *Callieri* (ср. табл. 3—5).

Приложение 2. представляет собой обозрение паннонских субпонтийских песчаных фитоценозов.

## Tafel I.

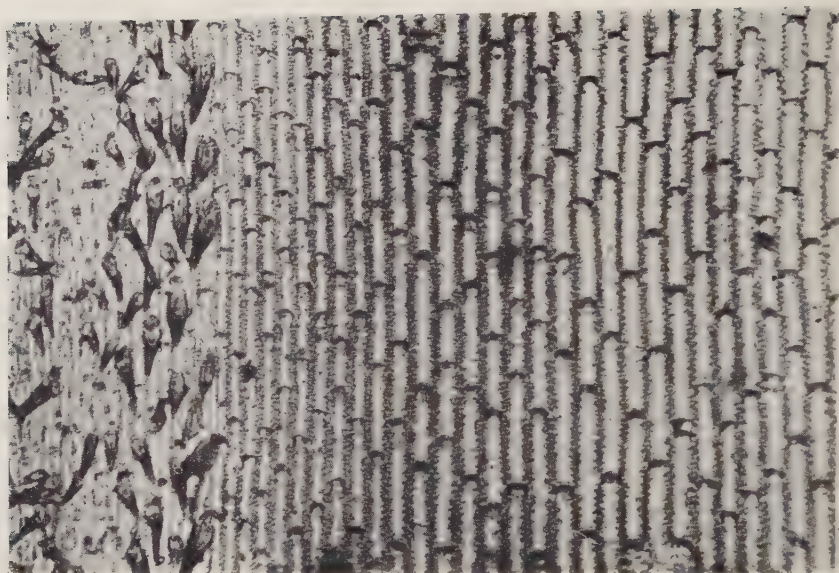


Abb. 1. *Festuca stricta* Host, var. *hungarica* Soó. Untersseite des Blattes (100  $\times$ )

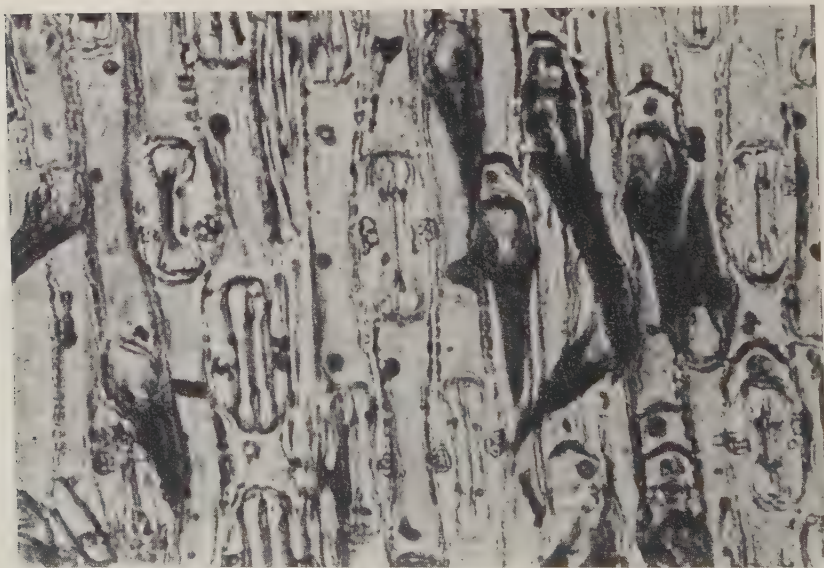


Abb. 2. Oberseite des Blattes (500  $\times$ )



## Tafel II.

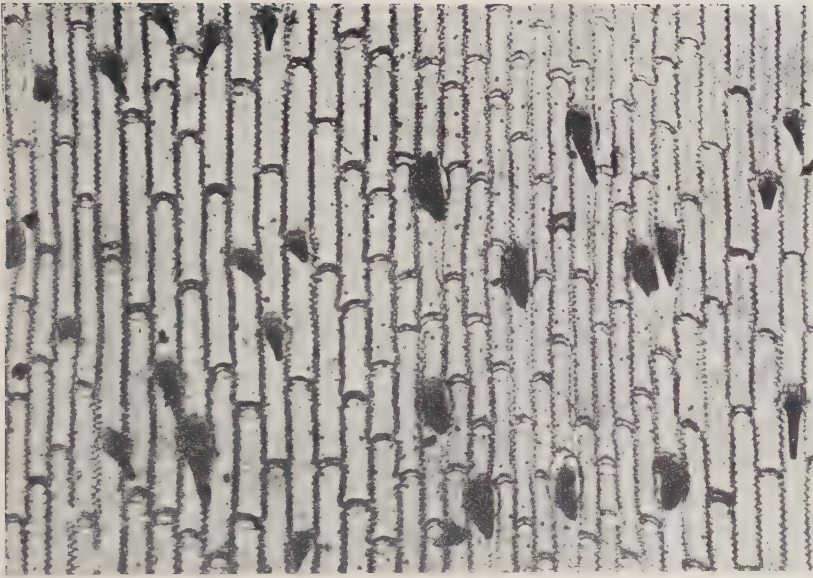


Abb. 1. *Festuca stricta* Host. Unterseite des Blattes (100  $\times$ )

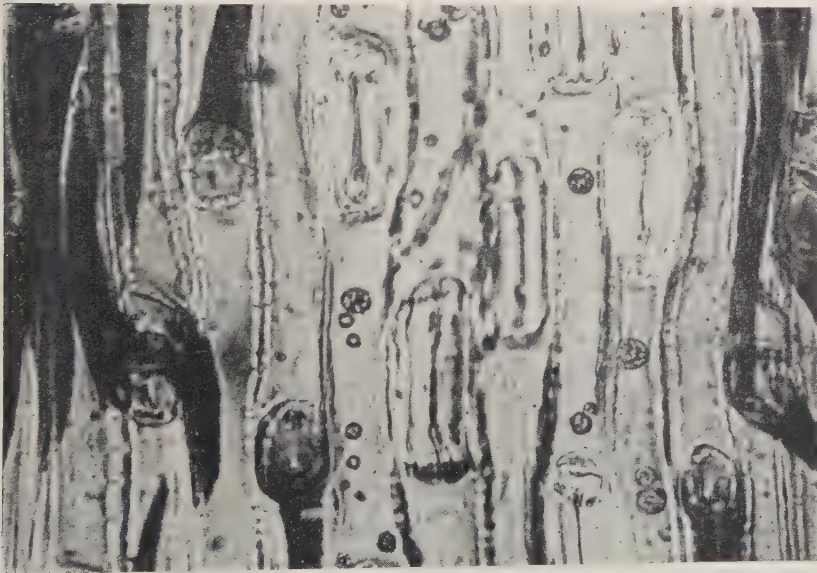


Abb. 2. Oberseite des Blattes (500  $\times$ )

## Tafel III.

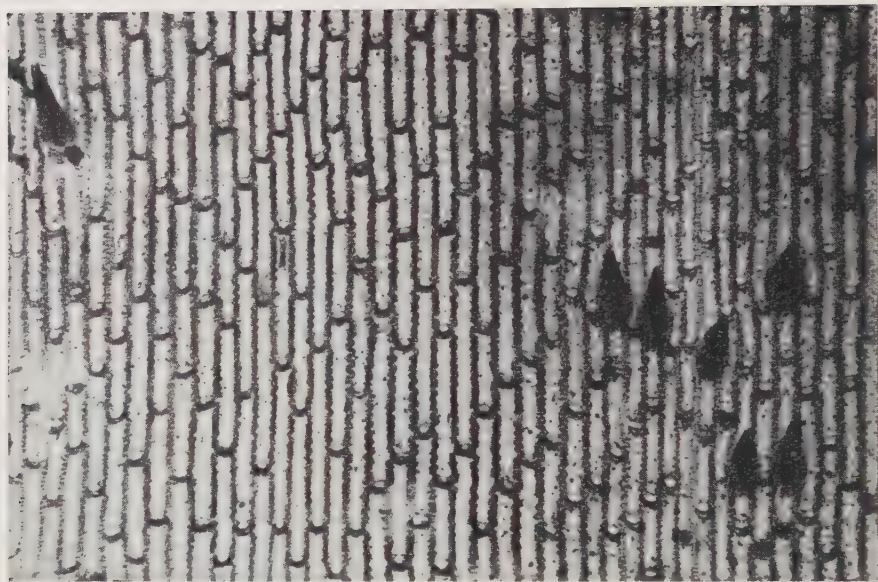


Abb. 1. *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina, Unterseite des Blattes (100  $\times$ )



Abb. 2. Oberseite des Blattes (500  $\times$ )



## Tafel IV.

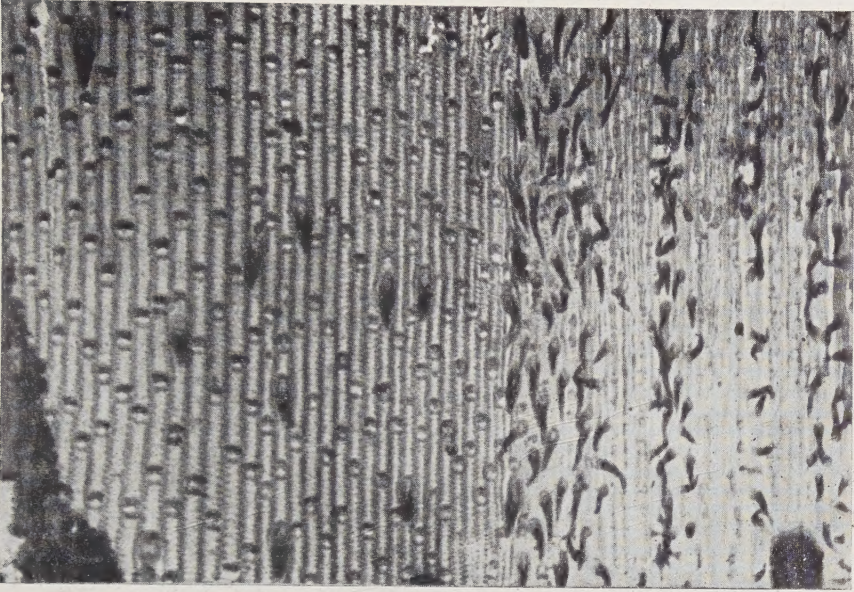


Abb. 1. *Festuca callieri* (Hack.) Markgraf (Krim). Unterseite des Blattes (100  $\times$ )

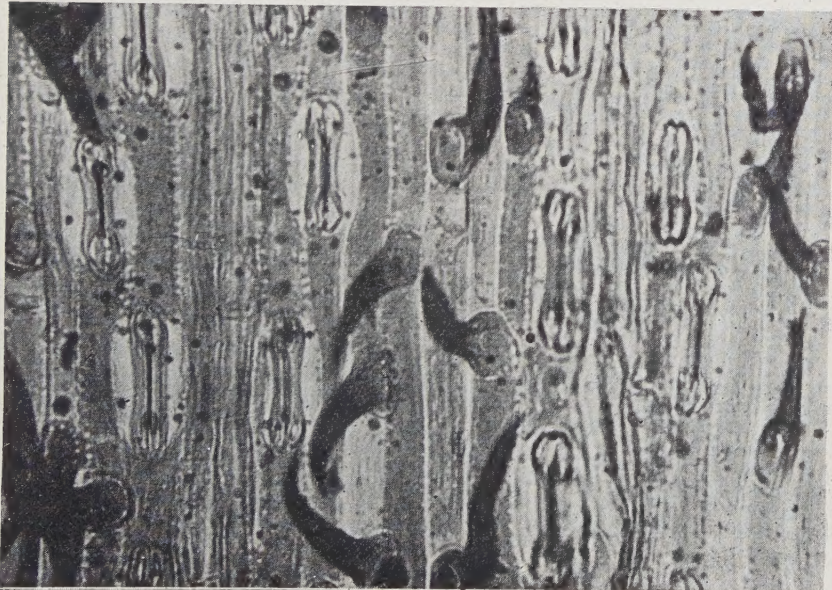


Abb. 2. Oberseite des Blattes (500  $\times$ )



## Tafel V.

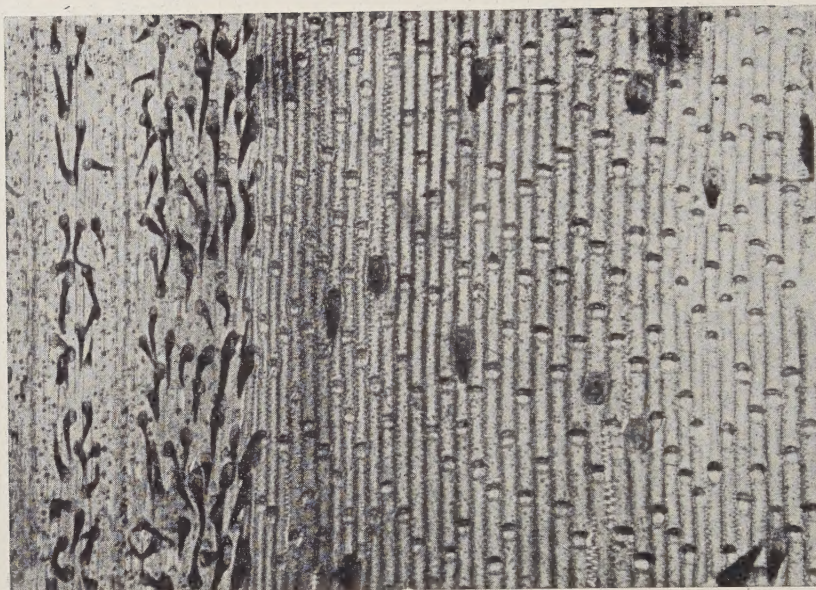


Abb. 1. *Festuca callieri* (Hack.) Markgraf (Bulgarien). Unterseite des Blattes (100 ×)

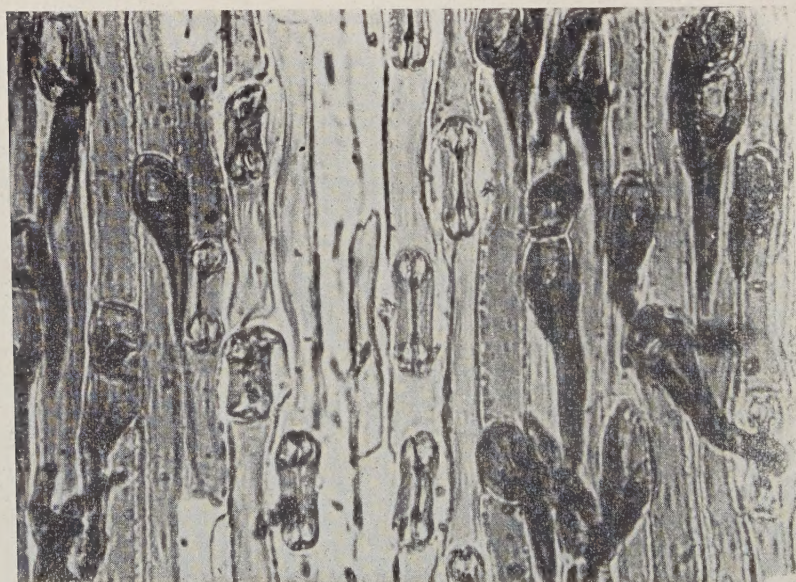


Abb. 2. Oberseite des Blattes (500 ×)

A kiadásért felel az Akadémiai Kiadó igazgatója

Műszaki felelős: Farkas Sándor

A kézirat beérkezett: 1955. X. 14. — Terjedelem: 19<sup>1</sup>/<sub>4</sub> (A/5) ív, 87 ábra (5 színes), 6 melléklet (2 színes)

Akadémiai nyomda, V., Gerlőczy-u. 2. — 37663/53 — Felelős vezető: ifj. Puskás Ferenc



Les Acta Botanica paraissent en russe, français, anglais et allemand et publient des travaux du domaine des sciences botaniques.

Les Acta Botanica sont publiés sous forme de fascicules qui seront réunis en un volume.

On est prié d'envoyer les manuscrits destinés à la rédaction et écrits à la machine à l'adresse suivante :

*Acta Botanica, Budapest 62, Postafiók 440.*

Toute correspondance doit être envoyée à cette même adresse.

Le prix de l'abonnement est de 110 forints par volume.

On peut s'abonner à l'Entrepise du Commerce Extérieur de Livres et Journaux »Kultúra« (Budapest, VI., Sztálin út 21. Compte-courant No. 43-790-057-181) ou à l'étranger chez tous les représentants ou dépositaires.

---

The Acta Botanica publish papers on botanical subjects, in Russian, French, English and German.

The Acta Botanica appear in parts of varying size, making up one volume.

Manuscripts should be typed and addressed to

*Acta Botanica, Budapest 62, Postafiók 440.*

Correspondence with the editors and publishers should be sent to the same address.

The rate of subscription to the Acta Botanica is 110 forint a volume. Orders may be placed with »Kultúra« Foreign Trade Company for Books and Newspapers (Budapest, VI., Sztálin út 21. Account No. 43-790-057-181) or with representatives abroad.

---

Die Acta Botanica veröffentlichen Abhandlungen aus dem Bereiche der botanischen Wissenschaft in russischer, französischer, englischer und deutscher Sprache.

Die Acta Botanica erscheinen in Heften wechselnden Umfanges. Mehrere Hefte bilden einen Band.

Die zur Veröffentlichung bestimmten Manuskripte sind, mit Maschine geschrieben, an die folgende Adresse zu senden :

*Acta Botanica, Budapest 62, Postafiók 440*

An die gleiche Anschrift ist auch jede für die Schriftleitung und den Verlag bestimmte Korrespondenz zu richten.

Abonnementpreis pro Band 110 Forint. Bestellbar bei dem Buch- und Zeitungs-Aussenhandels-Unternehmen »Kultúra« (Budapest, VI., Sztálin út 21. Bankkonto Nr.: 43-790-057-181) oder bei seinen Auslandsvertretungen und Kommissiönären.

## I N D E X

<i>Claus, G.</i> : Algae and their Mode of Life in the Baradla Cave at Aggtelek — Дь. Клаус: О флоре водорослей пещеры Барадла в Аггтелек .....	1
<i>Görgényi-Mészáros, J.</i> : Die Gewebeentwicklung und Wurzelbildung des plagiotropen Sprosses von <i>Cotinus coggyria</i> Scop. — Й. Гёргёnyi-Ме арош: Гистогенез пла- гиотропных побегов скумпия ( <i>Cotinus Coggyria</i> Scop.) и способ их укоренения	27
<i>Győrffy, B.—Rédei, Gy.</i> —Мме Rédei, Gy.: La substance de Croissance du maïs laiteux — Б. Дьёрфффи—Г. Редеи—Г. Редеи: Фактор роста молочной кукурузы ....	57
<i>Hortobágyi, T.</i> : Zwei Bodenblüten auf der Grossen Ungarischen Tiefebene — Т. Хор- тобадьи: Два случая цветения почвы на Большой Венгерской низменности	77
<i>Hortobágyi, T.</i> : The Autumnal Mass Death of Fish in the Pond of Fehértó near Szeged and the Phytocenosis of the Pond — Т. Хортобадьи: Осенний замор рыбы в рыбоводном пруде № X озера Фехерто около г. Сегед и фитоценоз пруда	83
<i>Jakucs, P.</i> : Geobotanische Untersuchungen und die Karstaufforstung in Nordungarn — П. Якуч: Фитоценологические исследования и облесение карста в северной Венгрии .....	89
<i>Kovács, M.</i> : Die zöologische und ökologische Verhältnisse von <i>Cladictum marisci</i> in der Gegend des Balaton-Sees — М. Ковач: Ценологические и экологические условия <i>Cladictum marisci</i> в окрестности озера Балатон .....	133
<i>Potapov, N. G.—Cseh, E.</i> : Die Gesetzmässigkeiten der Blutung und der Stickstoffum- wandlung in der Wurzel — Н. Г. Потапов, Э. Чех: Закономерности плача и превращение азота в корневой системе .....	147
<i>Potapov, N. G.—Dévay, M.</i> : Physiologische Unterschiede zwischen den Wurzeln von Leguminosen und Nichtleguminosen — Н. Г. Потапов—М. Девай: Физиологи- ческие разницы между корнями бобовых и небобовых растений .....	159
<i>Potapov, N. G.—Molnár-Keresztes, I.</i> : Phosphorformen im Blutungssaft der Kultur- pflanzen — Н. Г. Потапов, И. Мольнар-Керестеш: Фосфорные формы в паске культурных растений .....	171
<i>Rédei, G.—Mrs. Rédei, G.</i> : Rearing Wheat Ovaries in vitro — Г. Редеи и Г. Редеи: Разведение in vitro хлебных маточников .....	183
<i>Soó, R.</i> : Festuca Studien — Р. Шоо: Исследования Festuca .....	187